BEITRÄGE

ZUR

THEORIE DER ATHMUNG.

INAUGURAL-DISSERTATION

WELCHE

ZUR ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

IN DER

MEDICIN UND CHIRURGIE

MIT ZUSTIMMUNG

DER MEDICINISCHEN FACULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

AM 2. MÄRZ 1894

NEBST DEN ANGEFÜGTEN THESEN

ÖFFENTLICH VERTHEIDIGEN WIRD

DER VERFASSER

RICHARD ARNHEIM

AUS SEESEN A. H.

OPPONENTEN: Herr Dr. med. GEORGE MICHELET.
„ Dr. med. FRITZ KOREUBER.
„ stud. med. HEINRICH ARNHEIM.

LEIPZIG,
VEIT & COMP.
1894.

Abgedruckt aus dem *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. Jahrgang 1894.

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.

MEINEN LIEBEN ELTERN.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535707_0088

I. Kurze Uebersicht über den gegenwärtigen Stand der Athmungslehre.

Die von Volkmann und Vierordt modificirte Lehre Marshall Hall's, nach der die Inspiration durch den Reiz der Kohlensäure sowohl von der Lunge aus, als auch sonst weiter im Körper durch gewisse, für jenen Reiz empfindliche Nervenendigungen ausgelöst werde, hat zwar bisher experimentell nicht völlig widerlegt werden können; dennoch hat sie der heute fast allgemein auf Grund höchster Wahrscheinlichkeit angenommenen Anschauung weichen müssen, dass die Anregung zur Inspiration autochthon in bestimmten Elementen des Centralnervensystems erfolge, die in Beziehung zu den Inspirationsmuskeln des Organismus stehen.

Ueber die Natur dieser centralen Elemente aber und ihre anatomische Lage sind die Ansichten noch bis in die neueste Zeit hinein getheilt und in wesentlichen Punkten einander widersprechend.

Die Cardinalfrage, um die es sich bei allen hierauf bezüglichen Versuchen handelte, war im Allgemeinen: lässt sich aus dem Experiment erweisen, dass durch Ausschaltung bezw. Reizung gewisser centralen Bezirke in der Medulla oblongata oder in höheren Gehirntheilen ein Athemstillstand bezw. eine constante Beeinflussung der Athmung während der Reizdauer zu erreichen ist — Bezirke, die man dann ohne Weiteres als „Athmungscentren" ansprechen zu können meinte; oder berechtigt gerade das Experiment zu der Annahme, dass die normale Athemthätigkeit eines Thieres unabhängig von einem einheitlichen Centrum in jenen oberen Gebieten des

Centralnervensystems nur durch Vermittlung centraler, direct in Beziehung zu den Athemmuskeln stehender Apparate ausreichend erfolgen kann.

Dass man überhaupt zu dieser Alternative gelangte, scheint in erster Linie durch das Resultat der verschiedenen Experimente bedingt; wenn man aber vorurtheilsfrei die lange Reihe der Versuche durchmustert, die zum Theil mit ausserordentlichem Scharfsinn und mit grosser Ausdauer angestellt und wiederholt worden sind, und von denen die einen ebenso klar die Existenz eines Centrums zu beweisen scheinen, wie die anderen es in Zweifel stellen, so kommt man zu der Anschauung, dass die Ursache für diese befremdende und unbefriedigende Erscheinung vielmehr in der Unsicherheit der Vorstellung von dem zu beweisenden oder zu leugnenden Centrum zu suchen sei. Von beiden Seiten ging man an das Experiment, ohne für oder gegen die Nothwendigkeit eines einheitlichen Centrums als Bedingung für die coordinirte Thätigkeit der Athemmusculatur ausdrücklich Stellung genommen und ohne eine den bisherigen Erfahrungen über Wechselwirkung zwischen Muskel und Centralorgan abstrahirte Definition eines solchen Centrums festgestellt zu haben. Gerade diese mangelnde Schärfe der Definition eines centralen Coordinationsapparates hat dahin geführt, die Meinungen auf diesem ohnehin schon dunkeln Gebiete noch mehr zu verwirren.

Sieht man von unwesentlichen Modificationen ab, so lassen sich unter den bisher aufgestellten Theorieen vier Richtungen unterscheiden: [1] zwei davon treten für ein einheitliches Athmungscentrum ein, das sie aber je in ein anderes Gebiet des Centralnervensystems verlegen, während die beiden anderen die Existenz eines Centrums überhaupt leugnen, die Coordinirung der Athemthätigkeit aber wiederum in abweichender Weise zu erklären versuchen.

Die älteste Anschauung, zuerst von Legallois[2] experimentell begründet und besonders durch die berühmten Versuche von Flourens[3] allgemeiner zur Geltung gelangt, nahm ein einheitliches Athmungscentrum an und verlegte es in den unteren Theil der Medulla oblongata — eine Ansicht, die auch von anderen Autoren getheilt und hinsichtlich der anatomischen Lage dieses Centrums in der Folgezeit näher praecisirt wurde. Sie basirte auf

[1] Da es sich hier um einen einleitenden Ueberblick handelt, so sind nur die Hauptvertreter namentlich angeführt; in die erwähnten Kategorieen kann man aber auch die nicht näher bezeichneten Anschauungen ihrem Princip nach vollkommen einreihen.

[2] Legallois, *Expériences relatives au principe des mouvements inspiratoires.* Paris 1811.

[3] Flourens, *Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés.* Paris 1842.

der Entdeckung, dass nach einer Zerstörung der als „Noeud vital“ bekannten Stelle am Calamus scriptorius sofortiger Stillstand der Athmung eintrat, was Legallois auf Lähmung der Vagi, Flourens direct auf Verletzung seines Lebensknotens bezog.

Auch im Gehirn, aber nicht in der Medulla oblongata, glaubte eine andere Richtung dieses Centrum localisiren zu müssen; ihre bekanntesten Vertreter sind Christiani,[1] Martin und Booker.[2]

Christiani fand bei elektrischer Reizung der Medulla oblongata so unsichere und mehrdeutige Resultate, nämlich, wie es schien, regellos bald inspiratorische, bald exspiratorische Wirkungen auf die Athmung, dass er diese Reizungseffecte als Folgen der Reizung von Nervenbahnen ansehen zu müssen glaubte, die von höher gelegenen Centren herabkämen. Als solche bezeichnete er ausdrücklich zwei: ein inspiratorisches im Inneren der Thalami optici in der Seitenwand des III. Ventrikels, auf dessen Reizung er eine sehr vertiefte und beschleunigte Athmung erhielt, und ein exspiratorisches in der Substanz der vorderen Vierhügel dicht unter und neben dem Aquaeductus Sylvii, auf dessen Reizung er das Auftreten explosiver activer Exspirationsstösse oder selbst völligen Stillstand der Athmung in Exspiration beobachtete. Beide Centren bilden zusammen mit dem von Martin und Booker beschriebenen inspiratorisch wirkenden (das zwischen vorderen und hinteren Vierhügeln in der Ebene eines gegen den vorderen Rand des Pons auslaufenden Schnittes liegt), das eigentliche Athmungscentrum.

Wenn auch diese Theorie als solche in neuerer Zeit weniger in den Vordergrund getreten ist, so finden sich doch wiederholt Andeutungen an sie, indem die Autoren sich entweder die Möglichkeit der Existenz dieser Centren offen zu halten suchen, oder wenigstens anderen „oberen“ Bahnen, vor Allem denen des Trigeminus, einen specifischen Einfluss auf die Athemthätigkeit zuzuschreiben geneigt sind.

Brown-Séquard und Langendorff sind vornehmlich Vertreter einer dritten Anschauungsweise. Nach ihnen existirt ein einheitliches Centrum, etwa im Sinne von Flourens, gar nicht; vielmehr ist ihrer Auffassung nach der Erfolg jenes Experimentes, nach dem eine Zerstörung des Noeud

---

[1] Christiani, Experimentelle Beiträge zur Physiologie des Kaninchenhirns und seiner Nerven. I. *Monatsberichte der Berliner Akademie der Wissensch.* 1881. Febr. — Vergl. auch: „Ein Athmungscentrum am Boden des dritten Ventrikels“. *Centralblatt der medic. Wissenschaften.* 1880 und „Ueber Athmungsnerven und Athmungscentren“. *Dies Archiv.* 1880.

[2] *Johns Hopkins University Studies from the biological laboratory.* Baltimore 1879.

vital den Athemstillstand herbeiführt, nicht als Ausfallserscheinung zu deuten, d. h. auf reizlose Entfernung des Centrums zu beziehen, sondern beruht nur auf einer heftigen Erregung gewisser athmungshemmenden Nervenbahnen in der Medulla oblongata. Den Einfluss also der Medulla oblongata auf die Athmung leugnet auch diese Anschauung nicht, ja Langendorff verlegt in sie sogar einen „regulatorischen Apparat, der die von den Spinalmarkcentren ausgesendeten Impulse in zweckmässiger Weise zeitlich vertheilt, der Tiefe und Frequenz der Athembewegungen modificirt".

Die spinalen Athemmuskelcentren aber sind es, d. h. die Ursprünge der Athemnerven im Rückenmark, denen hier die Rolle der eigentlichen Centren zugewiesen wird. Diese, obgleich auf eine weite Strecke verstreut, sollen doch durch die Wirkung des sie gleichzeitig treffenden Blutreizes den Impuls zu einer coordinirten Athemthätigkeit geben.

Langendorff stützt sich dabei auf Experimente an neugeborenen oder ganz jungen Thieren, bei denen nach Abtrennung der Medulla oblongata reflectorisch eine doppelseitige Contraction des Zwerchfells zu erzielen war. Wurde nach der Operation noch künstliche Athmung eingeleitet, so sah man „noch während derselben oder während eingeschalteter Athmungspausen selbständige Respirationen auf kurze Zeit zurückkehren".[1]

Die Chancen für die Wiederkehr der Athmung waren „um so grösser, je jünger das Versuchsthier" war. Aber auch bei ganz jungen Thieren hielt die spontane Athmung nicht sehr lange an. Mittelst des zuerst von Rokitansky[2] hierfür angewendeten Strychnins gelang es jedoch (bei Einspritzung von 0·0005 bis 0·001 grm in die Bauchhöhle oder Trachea des Versuchsthiers), auch für längere Zeit eine rhythmische, der normalen ähnliche, Athmung zu erreichen.

Das meiste Aufsehen riefen diejenigen Versuche hervor, die Langendorff den soeben erwähnten folgen liess, ausdrücklich, um den Einwand zu entkräften, bei einer Durchtrennung des Rückenmarks sei keineswegs jede functionelle Verbindung der Medulla oblongata mit den spinalen Athemmuskelcentren aufgehoben. Er entfernte den „Kopf ganz und gar", indem er neugeborene Thiere nach Strychninvergiftung im Atlantico-Occipitalgelenk oder zwischen erstem und zweitem Halswirbel enthauptete. Auch dann noch wollte er gesehen haben, dass „Kopf und Rumpf getrennt von

[1] O. Langendorff und R. Nitschmann, I. Mittheilung der Langendorff'schen „Studien über die Innervation der Athembewegungen". *Dies Archiv.* 1880. S. 518. — Schon Brown-Séquard (Canstatt's *Jahresbericht* für 1853, S. 216) hatte über ähnliche Versuche berichtet und auch eine Scala der Lebensfähigkeit verschiedener neugeborener Thiere nach der Abtrennung der Medulla oblongata aufgestellt.

[2] Rokitansky, Untersuchungen über die Athemnerven. *Wiener medicinische Jahrbücher.* 1874.

einander ihre spontanen Athembewegungen viertelstundenlang fortsetzen".

Er spricht an jener Stelle zwar nicht direct von einer „Synchronie", aber sein Ausdruck lässt wohl keine andere Deutung zu. Wir legen hierauf Gewicht, da neuerdings Langendorff gegen das Bedenken, das gerade diesen Versuchen gegenüber von jeher bestand, dadurch sich zu vertheidigen glaubt, dass er andere Versuchsreihen zur Bestätigung jener Behauptung anführt, bei denen er ausdrücklich gerade die Verbindung der Medulla oblongata und des Rückenmarks durch die Vagusbahnen hervorhebt und gerade durch die Intactheit derselben die „Synchronie von Rumpf- und Kopfathmung nach Durchschneidung des obersten Halsmarks" (von der er allein hier spricht) auch zu erklären versucht.[1] Die Experimente wurden an Kaninchen und Tauben angestellt, bei denen nach jener Operation künstliche Respiration eingeleitet wurde, und bei denen nun die Kopfathmungen genau im Rhythmus der künstlichen Einblasungen erfolgten. Ohne auf die Deutung Langendorff's weiter einzugehen, begnügen wir uns die Thatsache festzustellen, dass diese Bestätigungsversuche den Kernpunkt des angeführten Bedenkens unberücksichtigt lassen.

Die aus neuerer Zeit stammende Theorie Grossmann's[2] will ebenfalls ein einheitliches Athmungscentrum nicht anerkennen. Aber sie unterscheidet sich wesentlich von der vorhergehenden dadurch, dass sie gleichwohl einem Bedürfniss nach einer befriedigenden anatomischen Vorstellung des centralen Coordinationsmechanismus Rechnung zu tragen sucht. Sie hat auf den ersten Blick etwas Bestechendes, da sie nicht nur den Mechanismus der Thoraxbewegung, sondern auch den der Hilfsmusculatur der Athmung in den Kreis ihrer Betrachtung zieht. Der Facialiskern für die Nasen-, der Vaguskern für die Kehlkopfbewegung und der „Thoraxkern" (d. i. die Summe der erwähnten spinalen Athemmuskelcentren) für die Bewegungen der Zwerchfell- und Thoraxmusculatur bilden in ihrer Gesammtheit den centralen Apparat, durch den die Athemthätigkeit angeregt und regulirt wird. Diese „Abgabe des motorischen Respirationsimpulses" wird durch die Summation von chemischen und re-

[1] Langendorff, Mittheilungen zur Athmungslehre. *Dies Archiv.* 1893. S. 397. Den speciellen Anlass dazu gab eine Bemerkung Gad's in seinem Vortrag „Ueber das Athmungscentrum in der Medulla oblongata". *Dies Archiv.* 1893. S. 175, in dem er sich ausdrücklich an die „Decapitation" der Thiere hielt. Das Ausrufungszeichen, das den Worten „an Kopf und Rumpf synchron" hinzugefügt ist, deutete eben nach Langendorff „auf eine gewisse Skepsis" jenen Versuchen gegenüber.

[2] M. Grossmann, Ueber die Athembewegungen des Kehlkopfes, I. *Sitzungsber. d. Wiener Akademie d. Wissenschaften.* Mathem.-naturw. Klasse. XCVIII, Abth. III. Juli 1889.

flectorischen Reizen erreicht, die auf die Kerne wirken, und diese erregen wiederum die von ihnen innervirten Muskelgruppen gleichzeitig, weil sie „durch centrale Nervenfasern in functionellem Rapport stehen". Der Fundamentalversuch, auf den diese Anschauung sich gründet, bestand in der Durchschneidung der Medulla oblongata und des Rückenmarks zwischen diesen Kernen, sodass Anfangs je zwei Kerne verbunden blieben und dadurch im Stande waren „ihre Reize ziemlich regelmässig zu summiren und so zur Auslösung der rhythmischen Athembewegungen zu verwerthen". Erst wenn alle drei Kerne durch zwei Schnitte von einander getrennt waren, hörte nach Grossmann jede rhythmische Athembewegung auf, da jeder Kern für sich „im Allgemeinen zu einer Summation seiner Reize und des dadurch bedingten Rhythmus der abzugebenden Impulse nicht mehr befähigt" war.

Eine eingehendere Kritik dieser hier in den Grundzügen wiedergegebenen Theorieen soll im weiteren Verlauf unserer Darstellung erfolgen. Schon jetzt aber sei eine allgemeine Bemerkung hinsichtlich der seither vorzugsweise angewandten Versuchsmethoden gestattet. Es wird sich zeigen, dass die Exstirpations- und Reizungsversuche, wie sie bisher angestellt wurden, nicht als einwandfrei gelten können; aber die Einwände beziehen sich mehr auf die mangelhafte Technik des Verfahrens, als auf die Methode überhaupt.

Gegenüber den Versuchen jedoch, welche den Beweis für die Unabhängigkeit der coordinirten Athembewegungen von einem einheitlichen Centrum aus den Resultaten der Rückenmarksdurchschneidungen erbringen sollen, kann der Vorwurf den Experimentatoren nicht erspart werden, dass sie bei der allmählichen Zuspitzung der Frage das eigentliche Ziel der Untersuchung völlig aus dem Auge verloren haben. Derartige Experimente können überhaupt für eine endgiltige Entscheidung nicht in Betracht kommen. Es lässt sich vielleicht allenfalls zeigen, dass ein Thier unter den abnormen Bedingungen dieser Experimente noch mehr oder weniger coordinirter Bewegungen fähig ist (was übrigens auch die Gegner nie principiell geleugnet haben). Diese Thatsache beweist nur, dass untergeordnete centrale Elemente, die im normalen Organismus unbedingt einem höheren centralen Apparat subordinirt sein müssen, nach Ausfall desselben auch selbständig noch eine Zeit lang beschränkte Bewegungsimpulse auslösen können.[1]

[1] Von diesem Gesichtspunkt aus sind auch die Angaben Chauveau's zu beurtheilen (*Soc. de Biologie.* 1891. III. Nr. 34), der nach Abtrennung des Kopfmarks beim Pferde „wahre coordinirte Athembewegungen" beobachtete, wenn er die sensiblen Rami perforantes der Intercostalnerven reizte. In gleicher Weise die Versuchsresultate Langendorff's (*Dies Archiv.* 1893), der in jenen Experimenten ausdrücklich eine Bestätigung seiner bezüglichen Beobachtungen findet.

Der Schluss aber, den man daraus auf die wirklich im Leben des Thieres in die Erscheinung tretenden complicirten Bewegungsvorgänge, speciell der Athmung, gezogen hat, erscheint durchaus willkürlich und unberechtigt. Es handelt sich in der vorliegenden Frage gar nicht darum, welche Apparate für die Auslösung gewisser Bewegungen unter abnormen Umständen verantwortlich gemacht werden können, sondern darum, welche centralen Elemente die im Leben unter den wechselnden Existenzbedingungen in Betracht kommenden und für die Erhaltung des Organismus nothwendigen, mannigfaltigen Bewegungsimpulse in zweckmässiger Weise zu coordiniren im Stande sind.

II. Das Gad'sche Athmungscentrum in der Medulla oblongata.

Bei der bereits angedeuteten Wichtigkeit der scharfen Definition eines Coordinationsapparates, wie wir ihn zur Erklärung des Athemmechanismus brauchen, seien zunächst kurz die entscheidenden Momente zusammengefasst, wie sie von Gad[1] zur Begründung des mit Marinescu[2] experimentell gefundenen Athmungscentrums entwickelt worden sind.

Schon *a priori* hat die Vorstellung wenig Wahrscheinlichkeit für sich, dass eine zweckmässige Synergie der Athemmusculatur nur durch den auf die spinalen Athemmuskelcentren gleichzeitig treffenden Blutreiz ausgelöst werde. Einmal erscheint dafür das Gebiet zu gross, über das sich vom Austritt des Facialis bis zu dem des Plexus lumbalis die Ursprünge der Athemnerven erstrecken, andererseits zwingen auch unsere sonstigen Erfahrungen über die Synergie von Muskelgruppen uns zu der Annahme eines gemeinsamen coordinatorischen Apparates.

Das Schema der einfachsten derartigen Einrichtung, wie es bei den bilateralen Augenbewegungen realisirt ist, indem ein Theil der Fasern des Internus vom anderseitigen Abducenskern, ein anderer vom Oculomotoriuskern aus innervirt wird, und es dadurch ermöglicht ist, dass der Internus bei Blickwendung zur Seite mit dem Externus des anderen Auges, bei Annäherung des Blickpunktes mit dem Internus desselben synergisch wird, kann aus naheliegenden Gründen für die Athembewegungen nicht in Betracht kommen. Für einen derartigen Mechanismus, bei dem so viele verschiedene Muskelfasern und in so verschiedenen Combinationen mit anderen Muskelfasern sowohl zum Zweck des Gesammteffectes, als auch zur

[1] J. Gad, a. a. O.

[2] J. Gad et Marinescu, *Compt. rend. de l'Acad. des sciences.* T. CXV. Nr. 12. 1892.

Ausübung anderer, nicht specifischer Functionen (Bauchpresse, Phonation u. s. w.) thätig werden müssen, ist eine andere Einrichtung wesentlich geeigneter und auch wahrscheinlicher.

Das Paradigma eines solchen „Coordinationsapparates höherer Ordnung" ist das von Gad [1] im proximalen Theile des Froschrückenmarks, im Bereich des zweiten bis vierten Brustwirbels, aufgefundene Beugecentrum, das als ein Complex räumlich zusammengeordneter Nervenzellen in den Hintersäulen aufzufassen ist, von dem aus die distal gelegenen motorischen Ganglienzellen der Vordersäulen zu synergischer Thätigkeit angeregt werden. Die functionelle Verbindung dieser Ganglienzellen mit den centralen Zellen hat man sich derart vorzustellen, dass immer eine grössere Anzahl der ersteren von je einer centralen Zelle ihre Bewegungsimpulse erhält.

Da man neuerdings die sorgfältigen und überzeugenden Versuche, auf denen diese Vorstellungen beruhen, einfach als „nicht beweiskräftig" [2] abthun zu können geglaubt hat, so ist eine kurze Darlegung der Experimente und der aus ihnen zu ziehenden Schlüsse hier geboten.

Nachdem die Existenz geschlossener Reflexbögen auch unterhalb der siebenten Wurzel im Froschrückenmark für die kurzen Reflexbögen nachgewiesen war, handelte es sich darum, auch die langen Reflexbögen, „deren Uebergang aus Peripherie in Centrum und umgekehrt im Lumbalmark stattfindet, und deren centrales Schlussstück in höheren Theilen des Dorsalmarks gelegen ist" zu demonstriren. Der Nachweis der kurzen Bögen war gelungen, indem nach Durchschneidung des Rückenmarks durch Abschneiden der etwa vorhandenen langen nur die Wegsamkeit der kurzen erhalten blieb. Die Methode war daher jetzt so zu modificiren, dass das Verhältniss der Wegsamkeit auf beiden Bögen zu Ungunsten der kurzen durch eine erhöhtere Erregbarkeit der reflectirenden Apparate der langen Bögen geändert wurde. Dieser Effect war voraussichtlich durch Strychninvergiftung des oberen Dorsalmarks zu erreichen.

Der Frosch (am geeignetsten erwies sich Ran. temp.) wurde in zweckentsprechender Weise praeparirt, die Wirbelsäule bis zum fünften Wirbel abwärts ganz entfernt. Nach Fixirung auf geeigneter Unterlage wurden einige Tropfen einer Mischung von 1 proc. Strychninlösung mit $^1/_2$ proc. Kochsalzlösung zu gleichen Theilen auf den freigelegten Theil des Dorsalmarks geträufelt.

[1] J. Gad, Einiges über Centren und Leitungsbahnen im Rückenmark des Frosches, mit einem Excurs über Leitungsbahnen im Rückenmark von Kaninchen und Katze. *Verhandlungen der Phys.-medic. Gesellschaft zu Würzburg.* N. F. XVIII, 8. (Separat bei Stahel, Würzburg 1884.) Vergl. auch *dies Archiv.* 1884. S. 304.

[2] Langendorff, *Correspondenzblatt des Allg. Mecklenburg. Aerztevereins.* Nr. 150.

Bei Prüfung der Reflexerregbarkeit fand sich nun, dass „allmählich die Tendenz zur Innehaltung der sprungbereiten Haltung zunahm, oft so beträchtlich, dass diese Haltung wie eine elastische Gleichgewichtslage erschien.“ Freilich war Erhöhung der Reflexerregbarkeit an sich, also auch die beobachtete intensive Beugung der Hinterbeine, kein Zeichen für die Beschränkung der Strychninvergiftung auf das Dorsalmark. Sie findet sich in diesem Stadium auch bei Allgemeinvergiftung. In weiteren Stadien dagegen liess sich vollkommen der Nachweis einer streng auf das Dorsalmark localisirten Giftwirkung führen. Während ein allgemein mit Strychnin vergifteter Frosch in diesen Stadien auf jede Berührung mit intensiven Streckkrämpfen reagirt, war in dem vorliegenden Fall constant als „Gesammteffect der krampfhaft zusammengezogenen Muskeln eine intensive Beugung der Unterextremitäten, meist in allen Gelenken, jedenfalls im Hüftgelenk“ zu constatiren. Zudem schwanden die Beugekrämpfe, wenn ein in der Höhe der dritten Spinalwurzel geführter Schnitt den der Giftwirkung direct ausgesetzten Theil des Rückenmarks entfernte. Dass das Aufhören der Krämpfe aber nicht etwa als Folge einer Reizung von Hemmungsbahnen anzusehen war, zeigt die Wirkung eines Schnittes in gleicher Höhe durch das Rückenmark eines allgemein vergifteten Frosches: die Streckkrämpfe bestehen bei diesem auch nach dem Schnitt noch fort.

Welcher Natur sind diese durch das Strychnin veränderten reflectirenden Apparate im oberen Dorsalmark?

In dem ersten Theil der Untersuchung war experimentell die Annahme von durchgehenden Fasern aus Hirn und Medulla oblongata zu den Wurzeln des Lumbalplexus widerlegt worden. Es zeigte sich nämlich, „dass die bei Reizung des Plexus lumbalis erhaltenen Curven um ein bedeutend grösseres Stück den bei Reizung des Rückenmarks in der Gegend der zweiten Wurzel gezeichneten vorangingen, als der Erregungsleitung in einer gewöhnlichen motorischen Nervenfaser entsprochen haben würde“. Diese Verzögerung des Reizeffectes vom Rückenmark aus liess sich nur dadurch erklären, dass man entweder annahm, die motorischen Leitungsbahnen von Hirn und Medulla oblongata seien überhaupt nicht erregt worden (wofür einerseits kein Anhaltspunkt vorliegt, da nicht einzusehen ist, weshalb sie weniger erregbar sein sollten, als Rückenmarkszellen oder intercellulare Rückenmarksfasern, und was andererseits auch gegen ihre directe Fortsetzung in motorische Wurzelfasern sprechen würde), oder dass man annahm, sie seien erregt, an dem ununterbrochenen Weitersenden des empfangenen Reizes durch intramedulläre Schaltstücke gehindert worden.

Aber auch gegen die Existenz von durchgehenden motorischen Fasern aus motorischen Ganglienzellen des oberen Dorsalmarks, die sich in Leitungsverbindung mit der Musculatur der Unterextremitäten befinden, sprechen

diese Versuche. Es ist nun nach sonstigen Erfahrungen höchst unwahrscheinlich, dass die betroffenen Reflexapparate solche grosse Ganglienzellen der Vorderhörner sein sollten, die mit keiner Muskelfaser direct verbunden wären, oder solche, die, in Verbindung mit dem Armgeflecht, durch Vermittlung anderer Rückenmarkselemente auf die Beinmusculatur wirken sollten. Die Erwägung ferner, dass wir den Sitz jener Apparate wohl nur in zelligen Elementen vermuthen dürfen, schliesst auch die Fasern des Gerlach'schen Netzes als gesuchte Stelle aus. Somit bleiben hierfür allein noch kleine Ganglienzellen des oberen Dorsalmarks übrig, deren Afficirung man für das Versuchsresultat verantwortlich machen kann, und die zu den tiefer gelegenen motorischen Ganglienzellen der Beugemuskeln in der oben angedeuteten functionellen Verbindung stehen müssen.

Die motorischen Zellen der Vorderhörner entsprechen den spinalen Athemmuskelcentren, die demselben oder einem nahe benachbarten Segment der grauen Vordersäulen angehören, von dem die Athemnerven ihren Ursprung nehmen. Wir können demnach annehmen, dass auch sie in analoger Weise mit einem Centralapparat verbunden sind, in welchem wiederum je eine Nervenzelle eine grössere Anzahl der Muskelcentren zu synergischer Thätigkeit zusammenfasst. Ein solches Coordinationscentrum müssen wir, in Uebereinstimmung mit den bisher bekannten Thatsachen, nach denen das Rückenmark als der Sitz höherer Functionen beim Säugethier ausgeschlossen erscheint, in höhere Theile des Centralnervensystems verlegen. Die Coordinirung von Bewegungsimpulsen, die unterhalb der Schwelle des Bewusstseins bleiben, ist die charakteristische Function des Hirnstammes.[1] Wir sind demnach berechtigt, in diesem Gebiet, in dem vor Allem die Leitungsbahnen für Gesicht, Gehör, Geschmack und die Trigeminusbahnen einmünden, und in das sich auch die grauen Vordersäulen des Rückenmarks erstrecken, die Stelle für das gedachte Athmungscentrum zu suchen.

Das Ergebniss der Gad-Marinescu'schen Untersuchungen setzt uns in den Stand, die Versuchsresultate derjenigen Autoren, die gleichfalls (auf Grund mehr oder minder einwandfreier Experimente) zu der Annahme eines Athmungscentrums in der Medulla oblongata gelangten, direct einer Kritik zu unterwerfen. Aber es gestattet uns andererseits auch, eine feste Stellung der Richtung gegenüber zu gewinnen, die in den Athemmuskelcentren einen genügenden Coordinationsapparat erblickt. Die Versuche, deren Resultate hierfür in erster Linie geltend gemacht wurden, sind bereits angeführt. Hier ist nun einer experimentellen Modification dieser Versuche zu ge-

[1] Vergl. J. Gad, die Artikel „Coordination", „Gehirn", „Rückenmark", in Eulenburg's *Real-Encyklopaedie*. 2. Aufl.

denken, die wenigstens einem der nächstliegenden Einwände gerecht zu werden strebt.

Abgesehen von dem abnorm erregbaren Zustand, in den das Centralnervensystem durch die Strychninvergiftung gesetzt wird, ist das Rückenmark neugeborener Thiere durchaus nicht das geeignete Object, um an ihm die principielle Selbständigkeit der spinalen Athemmuskelcentren zu beweisen. Neugeborene Säugethiere stehen hinsichtlich der auch in anderer Beziehung zu beobachtenden grösseren Selbständigkeit des Rückenmarks fast auf derselben Stufe wie niedere Thiere, deren Rückenmark bekanntlich in functioneller Bedeutung bei Weitem das der höher organisirten übertrifft.[1]

Erst beim erwachsenen Säugethier tritt die Bedeutung des Rückenmarks als eines selbständig coordinirenden Organs mit der Ausbildung höherer Bahnen zurück, um von jetzt ab nur als vorzugsweise leitendes Organ die von jenen Bahnen empfangenen Bewegungsimpulse den Athemmuskelcentren zu übermitteln; wenn der erwachsene Organismus sich den wechselnden Lebensbedingungen zweckmässig anpassen muss, wird überhaupt eine einheitliche Coordinationseinrichtung erst zum Bedürfniss.[2]

Daher wiederholte denn auch zuerst Wertheimer[3] die erwähnten Experimente an einer grossen Zahl erwachsener oder nahezu erwachsener Hunde, deren Rückenmark er unterhalb der Medulla oblongata durchtrennte. Nach Unterbrechung der künstlichen Respiration, die den in Folge des Chocks etwa auftretenden Athemstillstand überwinden sollte, beobachtete er an ihnen neben anderen Bewegungen auch solche am Thorax und Abdomen, die das Leben der Thiere durch Luftbewegung in der Trachea bis zu $^3/_4$ Stunden zu erhalten im Stande waren. Gerade diese Thatsache aber ist nicht von so entscheidender Bedeutung, wie es auf den ersten Blick scheinen könnte. Die Thiere waren in Folge der Operation als Kaltblüter anzusehen, und sie mochten sich „etwa wie Winterschläfer verhalten, welche ebenfalls bei minimaler Luftbewegung in der Trachea fortleben".

[1] Vergl. u. A. Steiner, *Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften* 1886, hinsichtlich des Verhaltens decapitirter Haifische.

[2] Es sei hier ausdrücklich betont, dass die von Gad und Marinescu angestellten Versuche sich nur auf Säugethiere beziehen (Hunde, Kaninchen, Katzen), sodass die Resultate zunächst nur für diese Giltigkeit haben. Es ist klar, wie wenig Beweiskraft die zur Widerlegung immer wieder herbeigezogenen Versuchsergebnisse haben können, die z. B. an Tauben u. s. w. gewonnen sind. Es ist eben auch das Rückenmark dieser Thiere als coordinirendes Organ nicht in gleiche Linie mit dem der Säugethiere zu setzen. Vergl. darüber J. Singer, Zur Kenntniss der motorischen Functionen des Lendenmarks der Taube. *Wiener Sitzungsb.* LXXXIX. Abth. 3, und J. Tarchanoff, Ueber automatische Bewegungen bei enthaupteten Enten. Pflüger's *Archiv.* XXXIII.

[3] Wertheimer, Recherches expérimentales sur les centres respiratoires de la moelle épinière. *Journal de l'anat. et de la physiol.* XXII. 1886.

Es konnte sich demnach — wenn die Versuchsresultate überhaupt für die Entbehrlichkeit eines einheitlichen Centrums unter diesen abnormen Umständen bei einem erwachsenen Säugethier in Frage kommen konnten — nur um die Gewissheit handeln, dass die Bewegungen in der That normale Athembewegungen seien, wie auch Langendorff behauptete, oder nur als unregelmässige krampfartige Contractionen der Athemmuskeln sich erwiesen.

Gad, der diese Versuche unter möglichst günstigen Bedingungen wiederholte (warmer Operationstag, gute Bedeckung der operirten Thiere) spricht sich auf Grund seiner Erfahrung entschieden gegen die erstere Ansicht aus. Die Hunde, bei denen sofort nach Verschwinden der spontanen Athmung die künstliche Respiration eingeleitet wurde, verhielten sich eine Stunde nach der Operation „wie ausgezeichnete Reflexapparate. Wenn sie am Nacken erhoben wurden, versuchten sie den Kopf aufzurichten, ein Chock bestand also nicht mehr, der Herzschlag war kräftig.“ Nach Unterbrechung der künstlichen Respiration erfolgten (nach Ablauf des apnoischen Stadiums) unregelmässige Bewegungen am Thorax und Abdomen, an denen sich auch Inspirations- und Exspirationsmuskeln in durchaus unzweckmässiger Weise betheiligten, aber von wirklich coordinirten rhythmischen Athembewegungen, wie sie für die Erhaltung eines normalen erwachsenen Organismus allein von Bedeutung sein konnten, war nichts zu bemerken.

Wir sind in der Lage, durch zwei neuere Beobachtungen dieses Ergebniss durchaus bestätigen zu können. Den Thieren (im Alter von $^3/_1$ bis $^5/_1$ Jahren) wurde zunächst der obere Theil des Rückenmarks und der untere der Medulla oblongata ausgiebig freigelegt, sodann das erstere dicht unterhalb des Calamus scriptorius durchtrennt und zur Garantie, dass keine Verbindungsbrücken nach der Medulla oblongata zu stehen geblieben, mittelst der äusserst zweckmässigen Methode der Absaugung[1] etwa 1 cm oberhalb des Schnittes alles Nervengewebe entfernt.

In dem einen Versuch wurde schon vor dem Schnitt, in dem anderen unmittelbar nach demselben mit der künstlichen Athmung begonnen. Darauf blieben die Hunde etwa $1^1/_2$ Stunden, in Watte eingehüllt, liegen. Die Reflexe waren am Rumpf, den unteren Extremitäten und besonders am

[1] Diese sehr schonende Methode, die wir auch bei späteren Versuchen anwandten, findet sich zuerst angegeben in der Arbeit von A. Baginsky und C. Lehmann „Zur Function des Corpus striatum.“ Virchow's *Archiv.* 1886. CVI. S. 262. Sie beruht darauf, dass man die zu exstirpirenden Gehirntheile mittelst eines gebogenen, in eine feine Spitze ausgezogenen Glasrohrs absaugt, das an den Saugeschlauch einer Wasserstrahlluftpumpe befestigt ist. Sie hat vor der Entfernung mit dem Messer den Vorzug, dass sie bis zu einem gewissen Grade zugleich die Blutstillung und eine ziemlich genaue Localisation ermöglicht.

Schwanz erhalten; äussere Umstände hinderten uns, gerade die oben erwähnte interessante Reflexerregbarkeit am Nacken zu prüfen. Bemerkenswerth erscheint, dass die Rectaltemperatur bei dem einen Thier $35\,^1/_2{}^0$, bei dem zweiten sogar $38\,^1/_2{}^0$ betrug; mithin war die Abkühlung hier kaum in Anschlag zu bringen. Die Thiere blieben hier eben Warmblüter, und es stimmte damit vollkommen das Endergebniss überein, dass nämlich in der Pause der künstlichen Respiration die alsbald auftretenden unregelmässigen Bewegungen, unter anderen auch am Thorax und Abdomen, die dann allmählich in allgemeine Krämpfe übergingen, den unter annähernd normaleren Bedingungen gehaltenen Organismus, als es bei den Wertheimer'schen Versuchen insbesondere der Fall war, nur etwa 3 bis 4 Minuten am Leben zu erhalten vermochten.

Immerhin aber war durch diese Versuche „die auf Grund vergleichender Betrachtung wahrscheinlich gewordene Annahme der Abhängigkeit der spinalen Athemmuskelcentren von einem coordinirenden Athmungscentrum im Nackenmarke in ihrer Berechtigung nicht streng bewiesen, aber auch nicht erschüttert — eher wohl noch befestigt".

Eine wirkliche Entscheidung war daher nur von einer direct auf das Ziel gerichteten Untersuchung zu erwarten, und als eine solche hat die hier einsetzende Forschung Gad's und Marinescu's zu gelten.

Wir sind zwar berechtigt, ein Athmungscentrum im verlängerten Mark zu vermuthen — aber nichts berechtigt uns, eine ganz eng umschriebene Stelle als Sitz dieses Centrums, etwa gleich dem Kern eines motorischen Hirnnerven, zu erwarten. Und es zeigen ja auch hinlänglich die bisherigen Versuche der verschiedenen Forscher, von denen jeder eine andere bilateral symmetrische Stelle der Medulla oblongata als Centrum bezeichnet hat, wie aussichtslos dieses Bestreben ist.

Gad und Marinescu haben bestätigen können, dass von jeder dieser Stellen in der That ein Athemstillstand zu erreichen ist — aber nur, wenn die Exstirpation desselben mit groben, das Nervengewebe der Nachbarschaft erschütternden Schnitten ausgeführt wurde. Von einzelnen oberflächlich gelegenen Stellen aus, wie von dem Respirationsbündel Gierke's, war oft auch durch vorsichtige Schnittführung kein Erfolg zu erzielen, so dass ein etwa eintretender, aber bald vorübergehender Athemstillstand bestimmt auf eine Reizung von Hemmungsbahnen zu beziehen war, wie sie eben Brown-Séquard für alle Exstirpationsversuche in dieser Gegend geltend macht. Aber auch die übrigen „Centren" konnten vollständig entfernt werden, ohne dass die Athmung aufgehört hätte, wenn man sich eines Verfahrens bediente, das erstens ermöglichte, schrittweise zu exstirpiren, um jeden etwa auftretenden Hemmungsreiz erst abklingen zu lassen, zweitens

genaue Localisation der Exstirpationen gestattete und drittens ohne Erschütterung des umgebenden Gewebes beliebig in die Tiefe vorzudringen erlaubte. Dieses Verfahren bestand in der Cauterisirung der betreffenden Stellen mittelst Höllensteinlösung, wurde aber später durch die noch zweckmässigere Methode ersetzt, die Exstirpationen mittelst stecknadelkopfgrosser Glasperlen vorzunehmen, wie sie sich beim Erhitzen feiner Glasfäden am unteren Ende derselben in der Flamme bilden.

War nun aber auf der einen Seite durch genügend umfangreiche und in die Tiefe dringende Exstirpationen die Athmung dieser Seite dauernd zum Stillstand gebracht, so konnte eine stundenlange Beobachtung der jetzt nur halbseitig erfolgenden Athmung auf eine reine Ausfallserscheinung hinsichtlich der verletzten Seite schliessen lassen, da ja nach dieser Zeit der Athemstillstand unmöglich als Hemmungsreiz aufzufassen war.

Damit war denn allerdings einerseits experimentell erwiesen, dass jene als Centren bezeichneten Stellen nicht als solche gelten konnten, andererseits aber hatte sich die Voraussetzung bestätigt, dass die spinalen Athemmuskelcentren von einem in der Medulla obl. liegenden centralen Apparat abhängig sein mussten.

Gad und Marinescu verlegen dieses Centrum, das somit wenigstens in diesem Gebiet allein diesen Namen verdient, in das anatomisch gut definirbare System der Formatio reticularis und zwar beim Kaninchen (dessen Hirn in dieser Hinsicht dem menschlichen näher steht) in den zellenreicheren lateralen Theil derselben. Sie fanden nämlich, dass erst und ausschliesslich durch Läsion in diesem Bezirk die Athmung, wenn sie nicht sofort definitiv zum Stillstand kam, merklich und dauernd geschädigt wurde.[1]

Dieses Centrum unterscheidet sich also schon insofern von den seither so genannten, als es durchaus nicht als ein anatomisch ganz eng umschriebener Zellencomplex aufzufassen ist — ein Merkmal, das keineswegs zum Begriff eines Coordinationsapparates gehört, sondern eher wohl mit dem Wesen eines solchen unvereinbar ist. Man hat vielmehr anzunehmen, dass die Zellen, die etwa der oben ausgeführten Vorstellung entsprechend mit den spinalen Muskelcentren in Verbindung stehen, und die man zusammenfassend als centralen Coordinationsapparat bezeichnen kann, auf einem verhältnissmässig engen, physiologisch zu umgrenzenden Gebiet des genannten Fasersystems sich befinden.

[1] Bei der Katze liegen auch in dem medialen Theil der Formatio reticularis zahlreiche Nervenzellen, sodass hier auch schon die Exstirpationen zwischen Hypoglossuswurzel und Raphe zur Erreichung jenes Effectes genügten.

Wenn allerdings Langendorff meint,[1] dass dieses Ergebniss deshalb noch unbefriedigender zu sein scheint, als die Resultate der Vorgänger, weil, „wenn sie zu dem Schluss gelangen, das Centrum liege in den Ganglienzellen der Formatio reticularis, d. h. innerhalb jener Formation, die im Bereich des ganzen Kopfmarks einen sehr erheblichen Theil des Gesammtquerschnittes einnimmt, und wenn sie zudem darauf verzichten, die Höhe anzugeben, in der das Centrum liegen soll," damit nicht mehr gesagt sei, als was bisher bekannt war, so ist mit diesem Ausspruch eben der grosse Fortschritt verkannt, der für uns gerade in der Loslösung von der älteren Anschauung liegt, dass man das Charakteristische eines Centrums nur in dem coordinatorischen Vermögen seiner einem gut definirbaren System zugehörigen und gleichen Bedingungen der Blutversorgung unterworfenen Zellen sucht, und nicht in der anatomisch genauen Umgrenzbarkeit eines eng umschriebenen Gebietes, das nicht einmal in allen Fällen Nervenzellen enthielt, ohne die eine coordinatorische Function doch wohl nicht denkbar ist.

Eher wäre der Einwand berechtigt, dass es sich bei der Aufhebung der Athmung durch Entfernung gewisser Theile der Formatio reticularis nur um eine Durchtrennung intracentraler, von einem höheren Centrum herabziehender Bahnen gehandelt habe.

Durch Reizungsversuche ist dieser Einwand widerlegt.

Die hierbei angewandte Methode hat sich in der Folge auch für unsere Experimente als eine sehr zuverlässige und exacte erwiesen. Es wurden zwei ganz feine Insectennadeln in das Gewebe eingesteckt, ein Verfahren, das — mittelst des Athemvolumschreibers controlirbar — durchaus keine Reizungserscheinung erkennen liess. Dieses Ausbleiben eines Reizeffectes beim Einstechen der Nadeln — das allerdings völlig constant nur für das in Rede stehende Gebiet sich erwies, während das Einstechen z. B. in dem oberen Halsmark, der anatomischen Lage der dort liegenden sensiblen Bahnen entsprechend, meist von einer Reizungserscheinung begleitet wird — ist um so beachtenswerther, als gerade von anderer Seite darauf Gewicht gelegt wird, zur Vermeidung jeglichen Wundreizes nur mittelst gewöhnlicher Elektroden behufs localisirter Reizung am Boden des vierten Ventrikels vorzugehen.[2]

Die Nadeln waren bis zur Spitze mit einer dünnen Lackschicht überzogen, um sie hinreichend zu isoliren und den Reiz möglichst genau

---

[1] Langendorff, Mittheilungen zur Athmungslehre. *Dies Archiv.* 1893. S. 407.

[2] Vergl. W. G. Spencer, On the changes evoked in the circulation and respiration by electrical excitation of the floor of the 4. ventricle. *Roy. Soc. Proc.* 302. S. 142

localisiren zu können, was bei ähnlichen Methoden bisher nie genügend berücksichtigt worden war.[1]

Durch dünne, sehr biegsame Leitungsfäden, die über einen queren Kautschukstab liefen und so den Bewegungen des Thieres ohne die geringste Verschiebung der Nadeln folgen konnten, waren diese unter Vermittlung eines Vorreiberschlüssels mit einem du Bois-Reymond'schen Schlitteninductorium verbunden.

Es erfolgte nun, wenn jene Stelle der Formatio reticularis, deren Exstirpation unbedingt zum Athemstillstand führte, mittelst dieser Methode gereizt wurde (also innerhalb eines lateral und oberhalb des Calamus script. gelegenen Bezirkes) beim Schwellenwerth des Reizes eine Aenderung der Athmung in inspiratorischem Sinn, namentlich deutliche Beschleunigung des Athemrhythmus ohne Aenderung der Mittellage.

Nach Langendorff[2] lehren allerdings auch diese Versuche „nicht mehr, als was man schon wusste: dass man nämlich durch Reizung des Kopfmarks die Athmung in ähnlicher Weise beeinflussen kann, wie durch Reizung der Vagi."

Dass man vom Vagus aus unter Umständen eine inspiratorische Wirkung erhält, ist bekannt, nicht minder aber auch, wie schwankend das Resultat der elektrischen Reizung des centralen Vagusstumpfes ist, eine Thatsache, die auch Hr. Professor Gad in seinen Cursen stets zu demonstriren pflegt. Neuerdings ist nun Meltzer[3] an der Hand eines sehr reichen Versuchsmaterials der seit den Rosenthal'schen Untersuchungen lebhaft discutirten Frage nach einem constanten elektrischen Reizerfolge vom Vagus aus wieder näher getreten.

Auch er bestätigt die Erfahrung, dass man „alle möglichen Respirationsphasen als Wirkungen von Vagusreizung" sehen kann. Nach ihm bringt zwar „bei demselben Thier dieselbe Reizstärke, wenn der Nerv nicht ermüdet ist, stets annähernd den gleichen Reizerfolg" hervor, aber von einer Constanz der Erscheinungen im Allgemeinen kann nicht die Rede sein. Er theilt seine Versuchsthiere nach den Wirkungen des Vagusreizes in

[1] Nur so kann man die „erstaunliche Mannigfaltigkeit" begreifen, die Langendorff bei elektrischer Reizung des verlängerten Markes gefunden haben will (Studien über die Innervation der Athembewegung. *Dies Archiv.* 1881. S. 522) und die ähnlich unbestimmten Reizungseffecte, die Christiani (a. a. O.) beschreibt.

[2] A. a. O. S. 407.

[3] S. J. Meltzer, Die athemhemmenden und -anregenden Nervenfasern innerhalb des Vagus in ihren Beziehungen zu einander und zum Athemmechanismus. *Dies Archiv.* 1892. S. 340.

drei Gruppen ein, in solche, bei denen die Reizung mit schwachen und mittelstarken Strömen ausgesprochene inspiratorische Effecte erzielt, in solche, bei denen schwache und mittelstarke Reizung nur exspiratorische Stillstände bewirkt, und in solche, bei denen schwache Ströme exspiratorische Stillstände, mittelstarke dagegen inspiratorische Stillstände in Mittelstellungen hervorrufen. Somit beruht die „Mannigfaltigkeit der Reizerfolge wesentlich auf der individuellen Verschiedenheit der Versuchsthiere."

Zieht man nun die grosse Anzahl der Thiere in Erwägung, an denen Gad und Marinescu ihre Beobachtungen gemacht haben, und die ebenfalls nicht unbeträchtliche Anzahl der Thiere, an denen wir behufs directer Nachprüfung jener Resultate oder in Rücksicht auf weitere Untersuchungen die in Rede stehenden Reizungen des Athmungscentrums vornahmen — Versuche, die ganz constant beim Schwellenwerth des Reizes eine inspiratorische Beschleunigung des Athemrhythmus ergaben, so erscheint die Annahme im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass es sich hier etwa um Reizungen des benachbarten Vaguskerns gehandelt haben könnte, und diese Versuche weiter nichts wären, als eine neue Demonstrirung bekannter Thatsachen.

Ein anderer Unterschied zwischen der Reizung vom Centrum und der vom Vagus aus hat sich im weiteren Verlauf unserer Untersuchungen ergeben; der Uebersicht wegen sei er hier schon angeführt. Ein sicheres Kriterium fand sich nämlich in dem Verhalten der Nasenathmung.[1] Während bei Reizung des Athmungscentrums stets eine heftige Oeffnungsanstrengung der Nase zu bemerken war, und demgemäss die Curve der Nasenbewegungen eine beträchtliche Erhöhung der Gipfel erkennen liess (Steigerung der Intensität der Nasenbewegungen), trat auf Vagusreizung je nach der Stärke des Reizes eine Annäherung der Nasenlöcher an die Schlussstellung bezw. völliger Schluss derselben ein, mit deutlicher Abflachung der Curvengipfel (Hemmung der Intensität der Nasenbewegungen). Da der Ausfall der Vaguserregung nach Vagisection die Intensität der Nasenbewegungen erhöht, so ist dieser Effect erklärlich, andererseits ist auch die anregende Wirkung vom Athmungscentrum aus bei der Stellung desselben im Athemmechanismus leicht begreiflich. Diese Thatsache weist darauf hin, dass man auch im einzelnen Fall keineswegs beide Erregungsformen mit einander verwechseln darf (vgl. Figg. 1 u. 2).

Was den Vorwurf anbetrifft, man vermisse die Angabe der Höhe, in der das Centrum liegt, so werden wir an anderer Stelle die Möglichkeit

[1] In Betreff der Versuchsanordnung siehe S. 22.

einer exact zu demonstrirenden proximalen Abgrenzung des Centrums zeigen. Weniger scharf ist allerdings die Grenze distal zu ziehen.

Schon bei unseren ersten Prüfungen der publicirten Resultate fand sich, dass noch nicht unmittelbar am Calamus scriptorius jede Spur eines

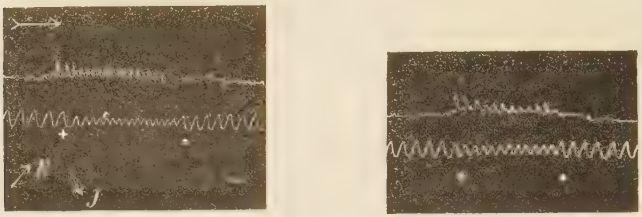

Fig. 1.

Nasen- und Thoraxathmung (Bauchlage des Thieres). Von + bis · Reizung des Athmungscentrums. (Im ersten Beispiel stehen die zusammengehörigen Curvenabschnitte nicht genau übereinander.)

Einflusses jener centralen Zellen verschwunden und nur der Reizeffect absteigender motorischen Leitungsbahnen zu constatiren war. Es zeigte sich, dass zwar, je weiter man sich von dem unteren Theil der Medulla obl. mit den Nadeln entfernte, um so weniger rein die oben beschriebene Curven-

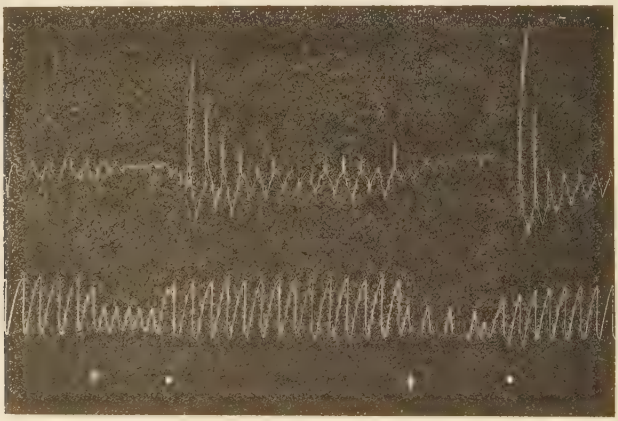

Fig. 2.

Nasen- und Thoraxathmung (Rückenlage). Von + bis · Reizung des centripetalen Vagusstumpfes (R.-A. 25 cm).

änderung eintrat, die auf eine Afficirung der inspiratorisch wirkenden Zellen deutete. Schon unterhalb des Cal. script. war zugleich mit der Beschleunigung des Rhythmus eine Andeutung der herabtretenden Mittellage zu bemerken (Fig. 3).

Aber die Erscheinung, die auf eine isolirte Reizung der Leitungsbahnen schliessen lässt, indem man beim Schwellenwerth des Reizes nur eine tetanische Contraction der Inspiratoren erhält, auf welche sich die Athembewegungen in bisheriger Frequenz und Tiefe superponiren, trat erst dann ein, wenn die Reizung mindestens in der Gegend des Atlasbogens ausgeführt wurde. Immerhin waren auch so Stromschleifen auf die Wurzeln des Phrenicus auszuschliessen, und der Effect lediglich auf die Bahnen im oberen Halsmark zu beziehen.

Es sei ausdrücklich bemerkt, dass diese Einschränkung des zuerst veröffentlichten Resultates in Uebereinstimmung mit Hrn. Prof. Gad hier geschieht.

An dieser Stelle müssen wir eines scheinbaren Einwandes gegen die Existenzberechtigung eines einheitlichen Centrums gedenken, der für Langendorff[1] in der Thatsache begründet ist, dass durch die Reizung der Inspiratoren (die übrigens auch nach seinen Erfahrungen erst in einiger Entfernung von der Calamusspitze erfolgen kann) „ein Theil der Athemmuskeln in Krampf versetzt worden sei, während der Rest weiter zu agiren fortfuhr". So nämlich glaubt er den von Gad gebrauchten Ausdruck verstehen zu sollen, dass sich in Folge der Reizung im Halsmark „die normalen Athembewegungen auf eine tetanische Contraction der Inspiratoren superponiren".

Fig. 3.
Thoraxathmung. Von + bis · Reizung dicht unterhalb des Calam. scriptorius.

Nun ist es aber für Jeden, der mit der Gad'schen Auffassung von der Mechanik der Athembewegungen[2] vertraut ist, klar, dass es sich hier um ein principielles Missverständniss handelt. Nach dieser Auffassung ist als Gleichgewichtslage der Thoraxwandungen (das Zwerchfell eingeschlossen) die Cadaverstellung zu betrachten, in welche sie also nach Erschlaffung aller Muskelkräfte übergehen. Bei der Athmung wird der Thorax aus dieser Gleichgewichtslage durch die Thätigkeit des inspiratorischen Muskelsystems in der einen Richtung, durch die Thätigkeit des exspiratorischen Muskelsystems in der anderen Richtung entfernt. Die Athembewegungen sind demnach „nur der Ausdruck für die Aenderungen der Thätigkeit des einen oder anderen Muskelsystems in dem einen oder

[1] A. a. O. S. 408.

[2] J. Gad, *Ueber die in der Lehre von der Regulirung der Athemthätigkeit angewandte Terminologie.* Habilitationsschrift, Würzburg 1880. Vgl. u. A. auch den Artikel „Respiration" in Eulenburg's *Real-Encyklop.* 2. Aufl.

anderen Sinne". Die inspiratorische Erweiterung und die exspiratorische Verengerung des Thorax bei ruhiger Athmung kommt zu Stande, indem die fortwährend gespannten Inspirationsmuskeln bei ersterer sich stärker contrahiren, bei letzterer sich bis zu einem gewissen Grade entspannen, sodass auch die „Höhe der Exspiration bei normaler Athmung der Regel nach nicht der Gleichgewichtslage des Thorax, sondern einer inspiratorischen Entfernung aus derselben entspricht". Es „superponirt sich" also „einer tetanischen Contraction der Inspiratoren von constanter Intensität eine andere von schwankender Intensität".

Von diesem Gesichtspunkt aus ist der obige Ausdruck vollkommen verständlich. Und wenn Langendorff in Betreff jenes Reizeffectes bemerkt: „Ich würde einen solchen Erfolg geradezu als Beweis gegen die Existenz eines zusammenfassenden Athemcentrums im Kopfmark ansehen", indem er eben von der irrigen Voraussetzung ausgeht, dass die einen Einzelcentren „tetanisirt", die anderen „in Ruhe gelassen" würden, so ergiebt sich, nach Richtigstellung der Voraussetzung, auch die Consequenz zu Gunsten des jene Einzelcentren gleichzeitig erregenden Athmungscentrums von selbst.

Weitere Studien haben sodann die von Schiff angegebene Thatsache bestätigt, dass die motorischen Leitungsbahnen in den Seitensträngen des Rückenmarks verlaufen, und zwar, wie Marinescu genauer bestimmte, im Processus reticularis, deren Fortsetzung die Formatio reticularis der Medulla oblongata ist. Damit ist auch der histologische Zusammenhang zwischen Centrum und Leitungsbahnen befriedigend erklärt.

In Kürze sei hier noch der in neuester Zeit wieder erörterten Frage gedacht, ob diese Bahnen gekreuzt zu den spinalen Athemmuskelcentren verlaufen. Zwar schien diese Frage durch die Beobachtungen Marinescu's gelöst, der eine Kreuzung der spinalen Athmungsbahnen leugnete. Er fand nämlich, dass bei Thieren, deren Athmung durch halbseitige Rückenmarksläsion derselben Seite dauernd zum Stillstand gebracht war, auch die Athmung der anderen Seite aufhörte, sobald das Athmungscentrum dieser Seite exstirpirt war, und schloss daraus, „dass von dem Athmungscentrum der einen Seite keine absteigende Bahn zu den spinalen Athemmuskelcentren der anderen Seite ginge."

Vorher schon hatte Girard[1] auf Grund eines reichen, an verschiedenen Thiergattungen gewonnenen Beobachtungsmaterials constatirt, dass nach halbseitigem Schnitt durch das Rückenmark bei ruhigem Verhalten des Thieres eine völlige Lähmung der Athembewegungen auf dieser Seite ein-

[1] H. Girard, Recherches sur l'appareil respiratoire central. *Mémoires de la Soc. de physique et d'hist. nat. de Genève.* Vol. suppl. 1890. Nr. 4. Genève et Bâle 1891.

trete, die, wie er meint, bis zum Tode des Thieres anhalten würde, jedenfalls die Operation so lange überdauerte, als er die Athmung des Thieres überhaupt controlirte. In Dyspnoe jedoch fand er eine Mitbetheiligung an der gesteigerten Athmung auch auf der gelähmten Seite. Er kommt, in Uebereinstimmung mit Degenerationsbefunden auch auf der dem Schnitt entgegengesetzten Seite der Medulla oblongata, zu dem Resultat, dass die beiden lateralen Hälften des symmetrisch zur Rechten und Linken der Mittellinie liegenden Respirationsapparates in Verbindung stehen durch einander kreuzende Faserzüge, sodass jede der beiden Hälften der Medulla obl. die beiderseitige Athmung zu beeinflussen im Stande ist.

Die Richtigkeit dieser Anschauung wird durch einen Versuch bestätigt, den Langendorff in seiner neuesten, mehrfach citirten Arbeit mittheilt. Er beobachtete bei Kaninchen, die nach einseitiger Abtrennung des Kopfmarkes auf beiden Seiten weiter athmeten, dass durch Reizung der centralen Vagusstümpfe nicht nur die der unverletzten Markseite entsprechende Zwerchfellhälfte, sondern auch die der anderen beeinflusst wurde. „Stand die eine Zwerchfellhälfte still, so stand auch die andere.“ Ausserdem aber veröffentlicht Langendorff eine grosse Anzahl von Versuchsresultaten bezüglich der Athmung nach halbseitiger Rückenmarksdurchtrennung unterhalb des Calamus scriptorius, aus denen hervorgeht, dass „die Athmung nach der Abtrennung der halben Oblongata einseitig sein kann, es aber sicher nicht immer ist“. Er stellt auch entschieden in Abrede, dass in den Fällen, in denen die Athmung auf der verletzten Seite wiederkehrte, dies nur durch Dyspnoe bedingt sei, gegen die er sich durch die Versuchsanordnung ausreichend geschützt zu haben glaubt.

Man hat daher unseres Erachtens aus der Gesammtheit dieser Ergebnisse hinsichtlich des Verlaufes der spinalen Athmungsbahnen den Schluss zu ziehen, dass (analog der motorischen Pyramidenkreuzung) ein Theil der Bahnen des einen Centrums mit einem Theil der Bahnen des anderseitigen Centrums sich kreuzend auf der gegenüberliegenden Seite des Rückenmarks, ein anderer Theil dagegen auf derselben Seite zu den spinalen Athemmuskelcentren herabzieht. Die erwähnte Schwankung in den Versuchsresultaten wäre demnach einmal von dem individuellen Verhalten bei den betreffenden Versuchsthieren, andererseits von der Höhe des geführten Schnittes abhängig, je nachdem er die Bahnen ober- oder unterhalb der Kreuzungsstelle getroffen hat.

Abgesehen von dieser zweiten Einschränkung, die wie die oben dargelegte keineswegs den Kern der vorliegenden Untersuchungen betrifft, haben sich die Resultate derselben durchaus bestätigt. Mit ihnen ist nicht nur die Frage nach der Existenz eines bulbären Athmungscentrums in ein

neues Stadium eingetreten; es sind in ihnen auch die Wege angedeutet, auf denen eine fruchtbare Entwicklung der ganzen Athmungstheorie in Zukunft erfolgen kann.

III. Das Athmungscentrum in seinen weiteren Beziehungen zu den Nervencentren der Athemmusculatur.

Unsere Versuche wurden ausschliesslich an mittelgrossen, etwa fünf bis sechs Monate alten und (wenn nicht besonders das Gegentheil bemerkt ist) nicht narkotisirten Kaninchen angestellt. Nur bei sehr eingreifenden Operationen wurden zu Beginn derselben geringe Dosen Chloralhydrat subcutan injicirt.

Die Versuchsanordnung war folgende. Die Thiere athmeten nach Einlegung einer Trachealcanüle in den Gad'schen Athemvolumschreiber, der mittelst des Schreibhebels die Athemcurven registrirte. Ausserdem wurde neben der Aufzeichnung der Thoraxathmung auch die der Nasenathmung vorgenommen, wodurch wir ein neues und vielleicht in mancher Hinsicht entscheidendes Moment zu gewinnen gedachten.

Bekanntlich weist die eigenthümlich gebaute Kaninchennase ein permanentes Spiel der äusserst beweglichen Musculatur auf, das durch je zwei Antagonisten bewirkt wird; oben von dem M. subcutaneus faciei und dem M. levator nasi (beides langgestreckte dünne Muskeln), unten von dem M. orbicularis oris, der einen oben offenen Kreis darstellt, und dem M. depressor septi mobilis narium, der diesen Kreis schliesst (beides dicke und breite Muskeln).[1]

Die Aufzeichnung geschah in der Weise, dass ein auf die Mitte der Nase aufgekitteter Faden zunächst zu einem Hebel unterhalb des Kopfes des in Rückenlage ausgestreckt und erhöht liegenden Thieres lief, um den etwas aufwärts rotirenden Nasenbewegungen folgen zu können; von dem anderen Hebelarm ging ein zweiter Faden zu einem zweiten äusserst leicht functionirenden Hebelapparat,[2] der in einiger Entfernung mittelst des am anderen Hebelarm angebrachten Stiftes die Curven auf der Trommel verzeichnete. Beide Stifte schrieben übereinander, so dass bequem eine Vergleichung der Thorax- wie der Nasencurve in jedem Zeitabschnitt erfolgen konnte.

---

[1] W. Krause, *Die Anatomie des Kaninchens.* Leipzig 1868.

[2] Dieser Apparat, ein ursprünglich zu anderem Zweck construirter Cardiograph, wurde mir in liebenswürdigster Weise von Hrn. Dr. Cowl zu diesen Versuchen übergeben.

Das Verhältniss der Phasen beider Curven zu einander hat man sich so vorzustellen, dass dem absteigenden Schenkel der Inspiration der Thoraxcurve ein ziemlich horizontal liegender Abschnitt der Nasencurve (Offenstehen der Nasenlöcher) entspricht; dem aufsteigenden Schenkel der Exspiration dagegen ein auf- und absteigender Schenkel der Nasencurve (Schluss und Oeffnung der Nase). Die Nase wird somit noch während der Exspiration geöffnet, wodurch die Traube'sche Beobachtung sich bestätigt, dass die Nasenathmung praeinspiratorisch erfolgt (Fig. 4).

Die Figur zeigt die Curven in Rückenlage des Thieres. Da bei späteren Versuchen oft die Bauchlage nothwendig wurde, so sei bemerkt, dass die Nasencurve in dieser Lage in umgekehrtem Sinne erfolgt. Schluss und Oeffnung der Nase entsprechen dann also einem ab- und aufsteigenden Schenkel.

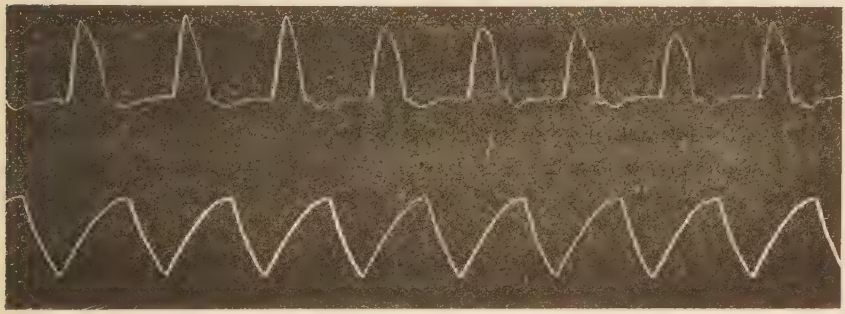

Fig. 4.

Nasen- und Thoraxathmung (Rückenlage). Leichte Bromaethylnarkose.

Es kam nun zunächst darauf an, ein Bild von der Nasenathmung mittelst dieser Methode zu gewinnen und zugleich durch Vorversuche die Exactheit der letzteren zu prüfen. Es zeigte sich, dass die Nasenathmung ungleich intensiver von äusseren Einflüssen, zumal akustischen, getroffen wird, sodass bei ruhig fortschreitender Thoraxathmung die Curve der Nasenbewegung zuweilen bei den geringsten Geräuschen die heftigsten Schwankungen aufwies. Zu genauerem Studium der Phasen war daher anfangs öfters die Bromaethylnarkose indicirt, die eine sehr gleichmässige, aber nicht geschwächte Nasenathmung hervorrief.

Die Vorversuche bestanden im Wesentlichen in der Reizung derjenigen Nervenbahnen, deren Effect auf die Thoraxathmung schon hinlänglich festgestellt ist. Der Prüfung unterzogen wurde die Wirkung des Trigeminus (Einblasen von Luft, Wasser, Ammoniak in die Nase, Reizung mit dem Inductionsstrom an geeigneten Stellen, wie am Foramen supraorbitale), des Vagus

(elektrische Reizung, Lungenaufblasung mittelst des Müller'schen Quecksilberventils, das ausgiebig die Inspiration gestattet, die Exspiration dagegen unmöglich macht, und zwar vor und nach doppelseitiger Vagisection), des Laryngeus sup. und inf. (elektrische Reizung, seitliche Verschiebung des Kehlkopfes bezw. Ammoniakeinblasung in die Trachea), des Plexus brachialis und des Ischiadicus (elektrische Reizung), verschiedener Hautreize, der Rohrdyspnoe u. s. w. — Versuche, die auch hinsichtlich der Nasenathmung die Constanz der bekannten auf die Thoraxathmung sich äussernden Einwirkung darthun konnten. Als das Wesentlichste erschien uns, dass der Rhythmus beider Curven genau unter den jeweiligen Umständen übereinstimmte. Ueber eine in Frage kommende Formänderung der Nasencurve finden sich bei den betreffenden Versuchen nähere Angaben.

Es sei hier noch kurz auf die Bedeutung der Vagi als Regulatoren auch der Nasenbewegung hingewiesen. Nach Durchschneidung derselben nahm auch die Nasenbewegung an der vermehrten Athemanstrengung des Thorax in so erheblicher Weise Theil, dass die Grösse der Curvenerhebung etwa um das Dreifache wuchs. Was schliesslich die künstliche Athmung betrifft, so fand sich an den Curven die von Hering und Breuer[1] gemachte Beobachtung bestätigt, dass während derselben bei der Einblasung die Nasenlöcher sich verengern, um in den Pausen der Einblasung sich inspiratorisch zu erweitern. Der Rhythmus beider Curven lässt sich vollkommen in Uebereinstimmung mit dem Rhythmus der Einblasung setzen, und so der Rhythmus der Nasen- wie der Thoraxathmung bis zu einem gewissen Grade beliebig verlangsamen oder beschleunigen.

Der Uebersicht wegen erscheint es angezeigt, die Resultate der folgenden Versuchsreihen, die die Beziehungen des Gad'schen Athmungscentrums zu den Centren der Athemmusculatur experimentell klarzulegen bestimmt waren, an der Hand der Grossmann'schen Theorie hier zu entwickeln.

Wir knüpfen an die frühere Darstellung der Theorie an. Eine Kritik derselben mit der von Grossmann selbst angewandten Methode vorzunehmen, verzichteten wir aus doppeltem Grunde. Einmal deshalb, weil wir uns aus technischen Rücksichten auf die Beobachtung von Thorax- und Nasenathmung allein beschränken mussten, sodann, weil die Methode als solche nicht unbedingt als zuverlässig und einwandfrei anzuerkennen ist.

---

[1] J. Breuer, Die Selbststeuerung der Athmung durch den Nervus vagus, vorgelegt von E. Hering. *Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften.* LVII. 1868.

Wie wir aus eigener Erfahrung hervorheben müssen, bedeutet ein doppelseitiger, zumal mehrfacher Schnitt durch die Medulla eine so eminent eingreifende Operation, dass man jedenfalls bei jedem einzelnen Versuch eine genaue Angabe fordern muss, wie lange nach diesem Eingriff die Fortdauer des Lebens weitere Beobachtungen gestattete. Denn der heftige Chock, der in allen Fällen unmittelbar der Durchtrennung folgt, kann Erscheinungen inhibiren, die, falls nicht der Tod bald eintritt, erst später deutlich hervortreten. Und so sehr Grossmann auch sich vor einer Chockwirkung gesichert zu haben glaubt, so können wir doch nicht umhin, für die Unsicherheit des Endergebnisses seines Hauptversuchs eine solche mit verantwortlich zu machen.

Wir sind aber in der Lage der Grossmann'schen Angabe eine entgegengesetzte gegenüberstellen zu können, die mittelst derselben Methode gewonnen ist. Bienfait[1] giebt ausdrücklich an, dass nach den erwähnten zwei, die Kerne von einander trennenden Schnitten die Kehlkopfathmung noch rhythmisch erfolge. Er bestätigt die Hemmung der Nasenbewegung und der Thoraxathmung unter den angegebenen Bedingungen. Unseren Resultaten zu Folge müssen wir uns entschieden der Angabe Bienfait's zuneigen, die, wie ersichtlich werden wird, sich auch unserer Anschauung einfügt.

Nicht unerwähnt mag bleiben, dass Grossmann selbst dem Resumé seiner Theorie die Anmerkung hinzusetzt, dass „wenigstens noch Andeutungen unzweifelhafter Rhythmik in den Stimmbändern" zu sehen waren — ob damit die Anschauung von der Unfähigkeit der Kerne, von einander isolirt rhythmische Impulse auszusenden, an Wahrscheinlichkeit gewinnt, scheint zweifelhaft. Vielleicht kommt hierbei eben die noch nicht überwundene Chockwirkung mit in Frage.

Die nähere Prüfung der Voraussetzungen, zu denen Grossmann uns zwingen will, kann von zwei verschiedenen Gesichtspunkten aus erfolgen. Entweder stellt man sich dabei auf den Boden unserer bisherigen histologischen und physiologischen Erfahrungen — dann steht die Theorie, ohne dass sich ihr Autor dessen bewusst zu sein scheint, im Widerspruch mit den Consequenzen des Bell'schen Fundamentalgesetzes, oder man ist auf neue Annahmen angewiesen, auf die wir weiter unten eingehen werden.

Nach dem Bell'schen Gesetz hat bekanntlich die Reizung einer vom peripheren Nerven getrennten motorischen Nervenwurzel keinen motorischen Reizungseffect. Der Reiz wird zwar (da jede Nervenfaser doppelsinnig leitet) bis zur nächsten Ganglienzelle im Vorderhorn geleitet. Wir wollen es hier

---

[1] A. Bienfait, Recherches sur la physiologie des centres respiratoires. *Travaux du laborat. de Léon Fredericq.* IV. 1891|92. Liège.

unentschieden lassen, ob er in diese eintritt, jedenfalls zeigt das Experiment, dass er nicht über sie hinaus geht.

Wenn man demnach annimmt, dass die drei Kerne durch centrale motorische Nervenfasern in Verbindung stehen (diesen letzteren Zusatz macht zwar Grossmann nicht, er ist aber durch die Sachlage geboten; andernfalls wäre hier eine grundlose Complication gegeben), und man nun einen Reiz etwa auf den (untersten) Thoraxkern wirken lässt, so müsste dieser Reiz sich über die Ganglienzellen des Vorderhorns hinaus auf Vagus- und Facialiskern fortpflanzen, also die Gesammtathmung beeinflussen können. Es ist das nach unserer Ueberzeugung die logische Consequenz der erwähnten Annahme.

Zur experimentellen Entscheidung dieser Frage wurde folgender Weg eingeschlagen.

In der ersten Versuchsreihe wurde dem Thier, das Thorax- und Nasenathmung in der angegebenen Weise registrirte, der N. phrenicus am Halse in ziemlicher Ausdehnung freipraeparirt und dann durchschnitten. Darauf wurde der centripetale Stumpf mittelst des du Bois-Reymond-schen Schlitteninductoriums gereizt (1 Daniell im primären Kreise; R.-A. zwischen 20 und 30 cm).

Wir hatten so realisirt, was wir oben theoretisch auseinandergesetzt. Der centripetale Phrenicusstumpf stellt die Fortsetzung jener centralen, die drei Kerne verbindenden hypothetischen Nervenfasern dar. Dass es sich hierbei thatsächlich um dieselben Elemente wie dort handeln muss, wird durch die Erwägung ausser Zweifel gestellt, dass ja in die vorderen Nervenwurzeln die Axencylinderfortsätze der Vorderhornganglien direct übergehen.

Die übrigens Anfangs zur Controle ausgeführte Reizung des peripheren Phrenicusstumpfes ergab das durch die Veröffentlichung Gad's[1] bekannte Bild: Frequenz und Tiefe der Athemzüge blieben ungeändert, nur superponirten sich die Phasen auf einer tieferen Mittellage während der Dauer des Reizes.

Bei der Reizung des centripetalen Stumpfes machte sich gleich zu Anfang des Experimentes die für uns ungünstige Thatsache geltend, dass dem normaler Weise motorisch wirkenden Phrenicus sensible Fasern beigemischt sind, eine Thatsache, auf die auch neuerdings wieder französische Forscher hinwiesen und für die weitere experimentelle und klinische Belege angeführt worden sind.[2] In unserem Falle machte sich

[1] J. Gad. Ueber die Abhängigkeit der Athemanstrengung vom Nervus vagus. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1881. S. 548.

[2] S. auch bezüglich weiterer Literaturangaben: Hénocque, *Archive de Phys. normale et path.* I. Paris 1893.

der sensible Einfluss bei stärkeren Reizen auf Nasen- und Thoraxathmung, bei schwächeren auf die sehr viel empfindlichere Nasenathmung allein mit ziemlicher Intensität bemerklich. Die Nasenathmung erschien ganz so, als ob sie unter der Einwirkung eines mässig starken sensiblen Reizes stände, die Curve zeigte schnell aufeinanderfolgende steil an- und absteigende Gipfel.

Aber dieselbe Erscheinung in gleicher Intensität und in gleichem Umfange war denn in der That auch bei leichten Hautreizen zu constatiren, wenn man z. B. die Haut des Bauches mit der Hand berührte. Schon dieser Umstand zeigte, dass man es in keinem Falle mit einem specifischen Reizeffect vom Phrenicus aus zu thun haben konnte.

Um aber jede sensible Wirkung bei den Reizungsversuchen auszuschliessen, wurde in einer zweiten Versuchsreihe das Kaninchen so tief chloralisirt, dass nach erloschenem Cornealreflex die Athmung die charakteristische Erscheinung des Chloralschlafs darbot. Sie wurde langsam und vertieft, die Nasenathmung dem entsprechend, aber im Uebrigen nicht geschwächt. Bei Wiederholung des Versuchs hatte jetzt die centripetale Phrenicusreizung in der That nicht den geringsten Effect, auch bei Reizstärken, welche die früheren ganz erheblich übertrafen.

Eine dritte Versuchsreihe schloss sich an, um auch dem Einwand zu begegnen, als habe die Chloralwirkung etwa die Erregbarkeit der Centren herabgesetzt. Hier suchten wir daher die sensible Wirkung durch die Zerstörung der sensiblen Bahnen fernzuhalten. Es wurden die hinteren Wurzeln des 2. bis 4. Cervicalnerven durchschnitten und nun der centripetale Phrenicusstumpf gereizt. Wie zu erwarten war, wurde der Reiz nicht über die Ganglien des Vorderhorns hinaus geleitet; Thorax- und Nasenathmung blieben unbeeinflusst.

Der Gedanke lag nun nahe, die Phrenicuscentren von der motorischen Bahn des Halsmarkes aus zu reizen und so den Versuch den Bedingungen des Blutreizes unmittelbarer anzupassen. Schon bei Besprechung der Gad-Marinescu'schen Untersuchungen ist auf den dort von einem anderen Gesichtspunkt aus angestellten Versuch hingewiesen worden. Hier war er zugleich unter Berücksichtigung der Nasenathmung zu wiederholen, um an dieser ein Kriterium für die Beeinflussung der Gesammtathmung zu haben.

Das Thier wurde in Bauchlage gebracht, das Halsmark freigelegt und nach vorsichtiger Spaltung des Duralsacks die Reizung vorgenommen. Wir bedienten uns zu diesem Zwecke der oben beschriebenen Methode. Die Nadeln wurden etwa in der Höhe des Atlasbogens auf einer Seite des Halsmarkes eingesteckt, und so dasselbe mit dem Inductionsstrom gereizt. Beim Schwellenwerth des Reizes trat in der ersten Versuchsreihe für die

Thoraxathmung die erwähnte Aenderung ein. Zugleich aber zeigte die Nasencurve deutlich die Einwirkung eines intensiven sensiblen Reizes: die Nase wurde stark geöffnet, und die Gipfel der Curve überragten beträchtlich die der normalen. Dieser Effect jedoch überdauerte den eigentlichen Reiz bedeutend, sodass der erregte Zustand der Nasenathmung noch geraume Zeit fortbestand, wenn schon der elektrische Reiz abgeklungen, und die Thoraxcurve in die normale Mittellage zurückgekehrt war. Wir schliessen daraus, dass es ein specifischer motorischer Effect von den Phrenicusbahnen aus auch in diesem Falle nicht sein konnte, der die Nasenathmung beeinflusste.

Aber auch, dass er überhaupt von sensiblen, der motorischen Athembahn beigemischten, Elementen abhängig sein könnte, ist kaum anzunehmen, da es ja gelingt, in tiefer Chloralnarkose völlig die sensible Wirkung des centripetalen Phrenicusstumpfes auf die Nasenathmung aufzuheben.

Hier aber liess die Narkose im Stich. Trotz ausgeprägtem Chloralschlaf zeigte in einer zweiten Versuchsreihe die Curve der Nasenathmung jene Aenderung, selbst dann noch, wenn die Curve der thoracalen Athmung den Einfluss der Phrenicusbahnen bei Reizung nur noch andeutungsweise oder selbst gar nicht mehr aufwies.

So blieb uns nur noch in einer dritten Versuchsreihe die Exstirpation des Grosshirns übrig, wodurch wir uns gegen eine irgendwie bedingte sensible Wirkung vielleicht schützen konnten. Der Schädel des Thieres wurde mit dem Trepan eröffnet, die Knochen mit der Zange entfernt und das Grosshirn, soweit es irgend erreichbar schien, mittelst des Saugapparates abgetragen. Auch nach dieser Operation blieb der Effect auf die Nasenathmung bestehen. Er muss daher durch ein anderes Moment bedingt sein, da wir doch anzunehmen berechtigt sind, dass wir nach diesen Maassnahmen (Narkose und Grosshirnexstirpation) vor der Einwirkung der sensiblen Elemente der Phrenicusbahnen selbst gesichert sind, wie wir es unter ähnlichen Verhältnissen vor denen des centripetalen Phrenicusstumpfes waren. Dieses Moment ist durch die benachbarte Lage der Bahnen des Plexus brachialis gegeben, die experimentell von denen des Phrenicus zu trennen sich als unmöglich erwiesen hat, da Stromschleifen auf sie in keinem Falle auszuschliessen waren. Und dass diese Bahnen trotz Narkose und Grosshirnexstirpation stark empfindlich sind, ebenso wie unter gleichen Umständen z. B. die des Trigeminus oder Ischiadicus, zeigt jeder Reiz, der auf das Vorderbein des Kaninchens applicirt, dieselbe Wirkung ausnahmslos auf die Nasenbewegung ausübt.

Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse ergeben auch diese Versuche das gleiche Resultat, wie die ersterwähnten: eine Wirkung auf die Gesammtathmung ist durch Reizung vom „Thoraxkern“ aus, bezw. durch

Reizung seiner Bahnen nicht zu erzielen; Facialis- und Vaguskern (bezw. das Athmungscentrum) bleibt von dort aus unerregbar, nur die von jenen Centren aus innervirten Muskelgruppen des Thorax und des Zwerchfells zeigen den motorischen Effect.

Wir gaben oben die Möglichkeit eines zweiten Gesichtspunktes zu, von dem aus die Beurtheilung der Grossmann'schen Theorie erfolgen könnte. Man wäre dann allerdings zu folgender durch Nichts bewiesenen, äusserst complicirten Annahme gezwungen. Der Reiz, der in dem centripetalen Phrenicusstumpf (bezw. auf den Bahnen im Halsmark) zu den Ganglien des Vorderhorns geleitet wird, geht deshalb über diese nicht hinaus, weil die Zellen nur befähigt sind, Reize, die von höher liegenden Bahnen auf sie treffen (also vom Vagus- und Facialiskern aus) weiter centrifugal zu leiten. Die nächste Consequenz dieser Ansicht wäre aber, anzunehmen, dass die drei Kerne durch andere Elemente unter einander verbunden sein müssten, als nur durch „centrale Nervenfasern", da sonst ja dieselbe Erscheinung am Vaguskern eintreten würde, und man so schliesslich dahin käme, die Anregung zur Athmung in den (obersten) Facialiskern zu verlegen. Man müsste vielmehr sich die drei Kerne durch lange Protoplasmabrücken verbunden denken, sodass sie gewissermaassen eine einzige grosse Zelle darstellen würden, etwa in der Weise, wie das in der That für eng bei einander liegende Zellen im elektrischen Organ elektrischer Fische nachgewiesen ist.[1] Aber abgesehen davon, dass beim Menschen derartige Zellenverbindungen bisher nicht gefunden sind, wäre die Annahme, dass diese Protoplasmabrücken über eine so grosse Entfernung sich ausdehnen sollten, im höchsten Grade unwahrscheinlich.

Halten wir aber einmal an dieser Anschauung fest; ist sie richtig, dann muss es möglich sein, vom Vagus- wie vom Facialiskern aus die Gesammtathmung zu erregen. Einer genaueren experimentellen Prüfung wurde nun der Einfluss des letzteren unterzogen. Es handelt sich also hier, wenn man will, um das Gegenstück zu den bisher beschriebenen Versuchen. Das Thier befand sich in Bauchlage. Nach Durchtrennung der Membrana obturatoria post. wurde der vierte Ventrikel in möglichster Ausdehnung (durch Exstirpation des Wurms und eines Theils der Kleinhirnhemisphaeren mittelst des Saugapparates) freigelegt und nun mit den Nadeln eine Stelle ausfindig gemacht, von der aus nur eine Beeinflussung der Nasenathmung zu erzielen wäre — eine Stelle also, die dem distalen Ende des Facialiskerns entweder selbst, oder den Bahnen entsprach, die diesen mit dem Athmungscentrum functionell in Verbindung setzen.

[1] G. Fritsch, Weitere Beiträge zur Kenntniss der schwach elektrischen Fische. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1892. Suppl.

Dieser Ort fand sich in der Höhe der Tubercula acustica (in der Höhe der Striae medullares des Menschenhirns), etwa in der Mitte der Rautengrube.

Bei der Ausführung der Reizung kam sehr viel auf möglichst genaue Isolirung der Nadeln, dann aber auf strenge Beachtung des Schwellenwerthes des Reizes an. Die Nadeln wurden in der Regel auf dieselbe Seite der Medulla oblongata eingesteckt. Bei einem Rollenabstand von etwa 20 cm trat die erwartete Erscheinung ein: es erfolgte nur eine Aenderung der Nasencurve, die derjenigen der Thoraxcurve bei Reizung der Phrenicusbahnen entsprach. Sie erschien während des Reizes auf ein höheres Niveau

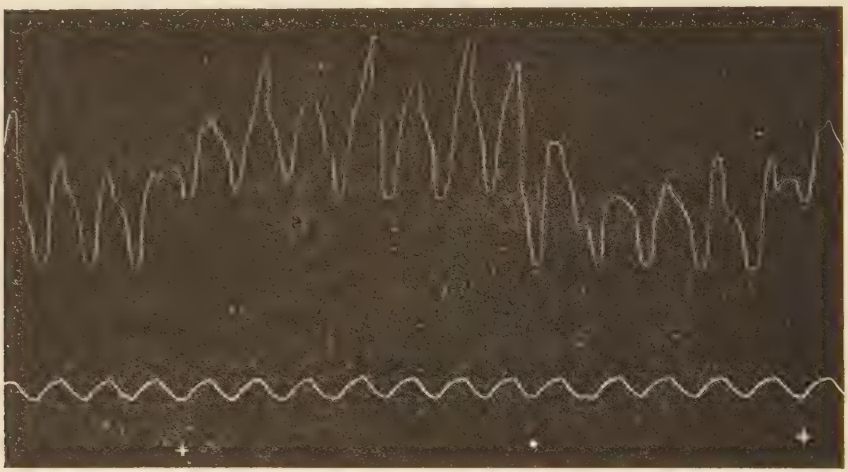

Fig. 5.

Nasen- und Thoraxathmung (Bauchlage). Von + bis · Reizung des Facialiskerns.

erhoben, die einzelnen Phasen blieben ungeändert und superponirten sich auf eine höhere Mittellage. Die thoracale Athmung blieb unbeeinflusst. (Fig. 5).

Dass es sich hier wirklich um eine streng localisirte Reizung handelt, lässt sich auch indirect durch das Experiment erweisen. Bei grösserer Stromstärke nämlich modificirte sich die Erscheinung derart, dass jene Aenderung den Effect einer Trigeminusreizung zeigte, d. h. es trafen jetzt die entstandenen Stromschleifen die nahegelegenen Trigeminuskerne. Die Thoraxathmung wurde sehr unregelmässig und zeigte lange exspiratorische Pausen, während nunmehr auch die Nasenathmung den Einfluss eines starken sensiblen Reizes aufwies: die Curve stieg sehr steil empor, der Rhythmus war gestört, bis schliesslich bei noch stärkeren Reizen die

Curve dauernd in einer übermässigen Niveauerhebung unter den Zeichen eines intensiven Tetanus verharrte.

Dieselben Erscheinungen, nur gleich anfangs ausgeprägter, traten denn auch auf, wenn eine oder beide Nadeln mehr nach der Gegend der höher und lateral gelegenen Trigeminuskerne hin eingesteckt wurden. Je näher man ihnen kam, ein um so schwächerer Reiz genügte, um zugleich mit jenen charakteristischen Curvenänderungen eine heftige Allgemeinerscheinung (krampfhafte Bewegungen) des nicht narkotisirten Thieres auszulösen. Kehrte man dann allmählich wieder zu der Stelle des Facialiskerns zurück, so schwanden nach und nach diese Zeichen allgemeiner Empfindlichkeit, und wenn die Nadeln wieder an dem ursprünglichen Reizungspunkt sich befanden, zeigte die ruhig fortschreitende Thoraxathmung und die nur auf ein höheres Niveau erhobene Curve der Nasenathmung die rein motorische Wirkung des gereizten Facialiskerns.

Diese Versuche geben übrigens auch einen Maassstab für die Beurtheilung der Brown-Séquard'schen Angabe, er habe bei elektrischer Reizung der Medulla obl. einige Male eine vollständige Hemmung der Athmung erhalten.[1] Sie zeigen eben, dass die erste Bedingung zur Klarlegung der Beziehungen zwischen den Elementen des verlängerten Markes die genaue Localisation der Reizungen ist, und dass man daher das Gebiet der Medulla obl. nicht schlechtweg als ein einheitliches Ganze zu betrachten hat, dem man auf Grund unlocalisirter Reizungsversuche in dem einen oder anderen Sinn einen Einfluss auf die Gesammtathmung zusprechen kann.

Als vielleicht beachtenswerther Nebenbefund ist noch zu erwähnen, dass man nach länger fortgesetzten Reizungsversuchen in jener Gegend stets eine ungemein starke Schleimabsonderung des Thieres durch die Maulöffnung bemerken konnte, wie sie, zumal in dieser Intensität, sonst bei Kaninchen nicht wahrzunehmen ist. (Centrale Reizung der Chorda tympani?)

Aber noch in anderer Hinsicht sind diese Versuche von Interesse. Sie beweisen, dass sich physiologisch in durchaus exacter Weise die obere Grenze des Athmungscentrums feststellen lässt, indem — wie aus den Angaben ersichtlich — bei Reizung in der Gegend des Facialiskerns nicht die geringste Andeutung an den charakteristischen Reizeffect der inspiratorisch wirkenden Zellen der Formatio reticularis (Beschleunigung des Rhythmus) zu erkennen ist. Wir zweifeln nicht, dass diese Thatsache auch histologisch sich wird begründen lassen.

---

[1] Brown-Séquard, Faits cliniques et expérimentaux contre l'opinion que le centre respiratoire se trouve uniquement ou principalement dans le bulbe rachidien. *Arch. de Phys. norm. et path.* I. 1893.

Wenn wir dem Gedankengang der Grossmann'schen Theorie vollständig hätten Rechnung tragen wollen, so bliebe uns noch die Prüfung des Vaguskerns übrig. Aber dies mittelst unserer Methode zu thun, erschien von zwei Gesichtspunkten aus misslich. Einmal liegt er unserem Athmungscentrum anatomisch so nahe, dass an eine isolirte Reizung kaum zu denken war. Wir standen jedoch selbst von dem Versuch dazu ab, und zwar aus dem zweiten entscheidenden Grund, weil der Vagus kein einheitlicher Nerv, sondern aus Nervenfasern sehr verschiedener Qualität zusammengesetzt ist.

Aber wir haben auch ohne experimentelle Prüfung alle Veranlassung, dasselbe Verhalten, wie wir es für die spinalen Muskelcentren und den Facialiskern gezeigt haben, auch für den Vaguskern anzunehmen; zumal Grossmann[1] selbst diesem Kern an sich keine dominirende Stellung zuweist, sondern seine Unentbehrlichkeit für die normale Athemfunction nur aus seiner anatomischen Lage erklärt, in Folge deren er stets, wenn die Athmung überhaupt noch zu Stande kommen soll, mit einem der beiden andern Kerne zusammen wirken muss.

Als das zusammenfassende Resultat dieser Betrachtung und unserer Versuche ergiebt sich daher: weder Facialis-, noch Vagus-, noch „Thoraxkern" vermögen, wie man sie sich auch verbunden denken mag, und an welcher Stelle man den Blutreiz angreifen lässt, die Gesammtathmung zu beeinflussen. Verlegt man den Angriffspunkt des Blutreizes in den Facialiskern, so würde die Folge nur eine Aenderung der Nasenathmung, verlegt man ihn in die spinalen Athemmuskelcentren, so würde die Folge nur eine Aenderung der Thoraxathmung und — aller Wahrscheinlichkeit nach — denkt man ihn sich im Vaguskern, so würde die Folge eine Aenderung der Glottisathmung sein (in allen Fällen ohne Aenderung des Rhythmus), die allgemeine Athmung würde dadurch eine Beeinflussung nie erfahren können. So bleibt als der Ort, an dem der Blutreiz auf die Gesammtathmung erregend wirken kann, nur das Gad'sche Athmungscentrum übrig, dessen Reizung in der That eine intensivere Thätigkeit des gesammten Athemmechanismus zur Folge hat.

Dieser Schluss ergiebt sich unmittelbar aus dem Experiment. Eine andere Frage ist es, wie wir uns die Functionen dieses Centrums und seine Verbindungen mit den Muskelcentren der Medulla oblongata und des Rückenmarks zu denken haben. Den Versuch einer den Thatsachen angepassten Erklärung mag folgende Betrachtung bieten.

Durch die Einwirkung des Blutes von einer bestimmten chemischen

[1] A. a. O. S. 41.

Beschaffenheit entstehen höchst wahrscheinlich autochthon Bewegungsimpulse in den Zellen des Athmungscentrums, die von hier aus rhythmisch den Centren des Facialis (proximal), des Vagus (medial) und den Athemmuskelcentren des Rückenmarks (distal) zufliessen. Hierdurch ist aber zunächst nur die Inspiration erklärt.

Da die Exspiration ebenso coordinirt verläuft wie die Inspiration, so könnte man *a priori* sehr wohl auch für diese einen gesonderten specifischen Centralapparat verlangen; beide Centren zusammen erst würden das eigentliche „Athmungscentrum" repraesentiren.

Nun gelingt es aber niemals, wie die mannigfachen Versuche Gad's[1] gezeigt haben, weder durch pneumatorektische Dyspnoe, die durch Verschlechterung der Lüftung in der Medulla oblongata bedingt ist (Rohrdyspnoe, Sauerstoffentziehung, Kohlensäurezufuhr), noch durch haemorrhagische Dyspnoe (Aderlass) eine andere Beeinflussung der Athmung, als eine vermehrte Inspirationsanstrengung zu erreichen. Andererseits wirkt auch die directe elektrische Reizung des Athmungscentrums nur in diesem Sinne.

Diese Versuche zwingen uns zu der Annahme, dass auch von dem Blutreiz nur solche Zellen des Athmungscentrums normaler Weise erregt werden können, die zu den inspiratorisch wirkenden Muskeln jene Impulse senden.

Bei vollkommen ruhiger Körperlage reicht, wie wir wissen, die Erregung der Vagusfasern in den Lungen aus, um reflectorisch die nächste Exspiration hervorzurufen, sodass man sich nach der zuerst von Hering und Breuer ausgesprochenen Ansicht vorzustellen hat, dass jede Inspiration durch die ihr entsprechende Lungenausdehnung unter Vermittlung der Vagi unterbrochen wird. Die Lungenausdehnung aber wirkt dadurch inspirationshemmend, „dass die durch die Dehnung gesetzte Vaguserregung die Erregung des Inspirationscentrums für den, als constant betrachteten, Athemreiz herabsetzt".[2]

Bei geringer Körperanstrengung jedoch genügt diese Einrichtung allein nicht mehr; es werden jetzt auch die Exspirationsmuskeln in coordinirter Weise thätig, um der forcirten Inspirationsanstrengung das Gleichgewicht zu halten (active Exspiration). Hierfür müssen exspiratorisch wirkende Nervenzellen vorhanden sein, die reflectorisch erregt ihre Wirksamkeit äussern.

Es ist eine, wie uns scheint, müssige Frage, wie diese in dem Cen-

[1] J. Gad, Ueber reflectorische und automatische Athemcentren. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1886. S. 388. — Ueber haemorrh. Dyspnoe. *Ebenda.* S. 543.

[2] J. Gad, Die Regulirung der normalen Athmung. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1880. S. 29.

tralapparat angeordnet sind. Aller Wahrscheinlichkeit liegen sie zusammen mit den inspiratorisch wirkenden Zellen in dem System der Formatio reticularis. Jedenfalls liegt kein Bedürfniss vor, sie zu einem specifischen „Exspirationscentrum" zusammenzufassen, und ihm, wie man wiederholt gethan hat, einen gesonderten Platz im Centralnervensystem anzuweisen. Eine eingehendere Kritik dieser sogenannten Exspirationscentren sei einer späteren Ausführung vorbehalten.

Hier haben wir noch kurz einen Blick auf das coordinirte Zusammenwirken des ganzen Zellencomplexes zu werfen. Wir nehmen an, dass die Zellen, die auf einem verhältnissmässig sehr engen Raum in der Formatio reticularis sich zusammen und unter den gleichen Bedingungen der Entstehung und Entwicklung befinden, durch einen auf das Centrum als ganzes treffenden Reiz, auch ohne in anderer Verbindung unter einander zu stehen, als durch das Fasernetz ihrer Protoplasmafortsätze, in gleicher Weise reagiren.

Diese Anschauung fordert durchaus nichts Ungewöhnliches; müssen ja doch die Gegner des in der Medulla oblongata localisirten Centrums diese Bedingung für die über ein ungleich weiteres Gebiet verstreuten spinalen Centren machen. Nehmen wir ferner an, dass jene Zellen, vielleicht gruppenweise nach ihrer anatomischen Lage je in das Dendritengebiet des Facialiskerns, des Vaguskerns und der spinalen Centren ihre Nervenfortsätze entsenden, so sind mit diesen die Bahnen gegeben, auf denen die Impulse zu der Athemmusculatur gelangen und, als Effect des Blutreizes im Centrum, den gesammten Athemmechanismus gleichzeitig in Thätigkeit versetzen.

Es ist allerdings nicht ausgeschlossen, dass die Uebertragung auf die verschiedenen Nervenbahnen von je einer Zelle aus bewirkt wird, derart, dass jede einzelne Zelle mit den verschiedenen Centren der Athemmusculatur in Verbindung stehen müsste — ob aber diese Annahme eine Vereinfachung der Hypothese ist, bleibe dahingestellt. Denn es ist entschieden einfacher, sich vorzustellen, dass jede Zelle den Reiz, der ihr von aussen zufliesst, in nur einer Richtung weiterzusenden habe, als die Annahme zu machen, der ankommende Reiz würde in der Zelle in mehrere Erregungen getheilt, die dann auf verschiedenen Nervenbahnen weitergeleitet würden.

Wie man sich aber auch die histologische Verbindung dieser Zellen mit den Centren des Facialis, Vagus und der thoracalen Athemnerven denken mag — daran müssen wir festhalten, dass ein coordinirtes Zusammenwirken von Nasen-, Kehlkopf- und Thoraxathmung durchaus von den Bewegungsimpulsen abhängig ist, die ihren Nervencentren von dem einheitlichen Athmungscentrum in der Medulla oblongata aus zufliessen.

So wird auch die Thatsache verständlich, warum nach Abtrennung des Facialiskerns die Nasenathmung, und nach Abtrennung der spinalen Athemmuskelcentren die Thoraxathmung zum Stillstand kommt. Dafür, dass die Kehlkopfathmung ebenfalls aufhören sollte, ist kein Grund einzusehen, so lange eben noch die innervirenden Bahnen intact sind. Dass sie vielleicht schwächer wird, wäre durch den Fortfall anderer zum Athmungscentrum ziehenden Bahnen zu erklären, deren Besprechung der folgende Abschnitt gewidmet ist.

Bei der Darlegung der dort zunächst in Betracht kommenden Bahn sind wir auch in der Lage, einen neuen Beweis für die Unhaltbarkeit der Grossmann'schen Theorie zu erbringen.

IV. Das Athmungscentrum in seinen Beziehungen zu einigen wichtigen centralen Bahnen.

Seitdem man sich eingehender mit Reizungsversuchen vom oberen Theil des verlängerten Markes und von höheren Gehirntheilen aus direct oder der dort einmündenden Nervenbahnen beschäftigte, und die Beobachtungen sich mehrten, die eine Beeinflussung der Athmung von jenen Stellen aus ergaben, begann die Anschauung allmählich durchzudringen, — wie in den einleitenden Bemerkungen bereits erwähnt — dass die Medulla oblongata nicht der Sitz eines Athmungscentrums ausschliesslich sein könne, sicherlich aber nicht der untere bisher dafür in Anspruch genommene Theil, sondern dass man höher liegende Theile des Centralnervensystems für den Athemmechanismus verantwortlich machen müsse.

So lange über die Natur und die Lage eines Centrums die Ansichten noch getheilt waren, und es in Folge der früher dargelegten Ursachen sogar hinsichtlich der Existenzberechtigung auch sein mussten, so lange war es unmöglich, eine annähernd sichere Entscheidung hierüber zu treffen. Aber auch, nachdem man durch die Gad-Marinescu'schen Untersuchungen in den Stand gesetzt war, die Nothwendigkeit eines Centrums einzusehen, dieses selbst begrifflich genau zu definiren und experimentell einigermaassen sicher — bis auf die Abgrenzung nach oben — zu localisiren, schien die Frage zwar genauer praecisirt, aber nicht gelöst. Selbst wenn man zugab, dass das entdeckte Centrum in der That das coordinirende in der unteren Medulla oblongata war, so blieb die Möglichkeit *a priori* nicht ausgeschlossen, dass in höheren Gehirntheilen accessorische Centren sich finden könnten. Hielt man aber — zunächst aus theoretischen Gründen — die Existenz solcher Centren neben dem in der Medulla oblongata für unwahrscheinlich, so kam man doch über die Thatsache,

dass eine Beeinflussung der Athmung von höher liegenden Stellen des Gehirns constatirt war, nicht hinweg.

Es schien daher von Wichtigkeit, experimentell dieser Frage näher zu treten, und zwar auf Grund der Gad-Marinescu'schen Untersuchungen, mittelst der Methode der isolirten Reizung und unter Berücksichtigung der objectiv controlirbaren Nasenathmung. Wenn auch die folgenden Versuche und die aus ihnen ableitbaren Schlüsse durchaus nicht den Anspruch auf eine endgiltige Entscheidung der Frage erheben, so sind sie doch vielleicht geeignet, einiges Licht auf die äusserst complicirten Verhältnisse zu werfen.

Wir greifen behufs Umgrenzung unseres Untersuchungsgebietes auf die Ergebnisse der Christiani'schen Arbeiten zurück. Wie erwähnt, glaubte Christiani ein Athmungscentrum in der Region des vierten Ventrikels völlig leugnen zu müssen. Es lagen vielmehr, nach seiner Ueberzeugung, im „Pons und vollends in der Medulla, durch Reizungsversuche nicht mehr scharf von einander trennbar, die Ausläufer der drei oberen in den Seh- und Vierhügeln enthaltenen Centren, also die Ausläufer des inspiratorischen Centrums im dritten Ventrikel, die des Martin-Booker'schen und endlich die des Exspirationscentrums der vorderen Vierhügel".[1]

Die Möglichkeit einer ziemlich genau localisirten Reizung in jenen Gebieten war bereits erwiesen; jetzt kam es vor Allem darauf an, sich über die Existenz der Christiani'schen Centren ein Urtheil zu bilden.

Wie Christiani selbst angiebt,[2] „enthielten die Sehhügel eine ganz circumscripte Stelle in geringer Höhe über dem Boden in der Seitenwand des dritten Ventrikels, nahe den Vierhügeln, eine Stelle, deren mechanische, thermische oder elektrische Reizung mit grösster Praecision, je nach der Stärke des Reizes und dem Grade der Erregbarkeit, Stillstand des Zwerchfells in Inspiration oder inspiratorisch vertiefte und beschleunigte Athmung verursachte".

Die von uns angestellten Versuche, bei denen das Thier sich in Bauchlage befand, und die Thalami optici durch Absaugung der darüber liegenden Theile des Grosshirns ausgiebig freigelegt worden waren, haben diese Thatsache vollkommen bestätigt, wenn wir auch nicht Christiani darin beizustimmen vermögen, dass der in Rede stehende Reizeffect nur von einer gar so praecis umgrenzten Stelle zu erzielen ist. Die Reizung selbst wurde mittelst der isolirten Nadeln ausgeführt, die in den Thalamus opticus einer Seite eingesteckt wurden.

Die Zeitdauer der Athemphasen erschien während der Reizung verkürzt,

[1] A. a. O. S. 220.
[2] *Ebenda.* S. 215.

die Entfernung der Gipfel der Volumcurven von der Mittellinie dagegen nahm nach oben wie nach unten hin zu, es wurden also häufigere und mehr vertiefte Athemzüge ausgelöst (Fig. 6). Der inspiratorische Effect giebt sich auch an der Curve der Nasenathmung in der Erhebung der Gipfel und der der schnelleren Thoraxathmung entsprechenden Beschleunigung des Rhythmus zu erkennen.[1]

Diese Wirkung tritt aber nur bei verhältnissmässig schwachen Reizen ein; bei starken Reizen wird die Athmung zwar sehr beschleunigt, die Gipfel der Thoraxcurve aber erreichen dann nicht mehr jene übernormale Ausdehnung (vielleicht eben in Folge der starken Beschleunigung), sondern erscheinen nach oben und unten zu bedeutend verkürzt, eine Erscheinung, die grosse Aehnlichkeit mit der bei Tachypnoe auftretenden Curvenänderung hat und vielleicht auf eine Beziehung zwischen beiden Erregungsformen schliessen lässt.[2] (Fig. 7, S. 38.)

Eine rhythmische Beeinflussung der Athmung lässt sich also in der That von jener Stelle aus hervorrufen; ist sie deshalb aber der Sitz eines „Centrums"?

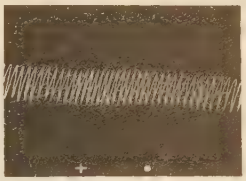

Fig. 6.
Thoraxathmung. Von + bis • Reizung der Christiani'schen Bahnen (schwacher Reiz).

Christiani selbst bezweifelt, dass sein Centrum unter allen Umständen die von ihm im Allgemeinen beschriebene Wirkung auf die Athmung ausübt. Er fand in der Chloralnarkose die Erregbarkeit desselben ausserordentlich herabgesetzt und hält es für „wahrscheinlich, dass die geringe Frequenzvermehrung der Athmung, welche man auf elektrische Reizung des dritten Ventrikels bei tiefster Chloralnarkose erhält, überhaupt nicht mehr durch Erregungen des dort gelegenen Inspirationscentrums, sondern durch Erregung von tiefer gelegenen inspiratorischen Ganglien zu Stande kommt".[3]

Zunächst glauben wir experimentell die Annahme widerlegen zu können, dass das Gad'sche Centrum der Medulla oblongata nur ein der Reizung zu-

---

[1] Bei elektrischer Reizung am Boden des dritten Ventrikels soll nach Christiani auch Stillstand des Herzens und Pupillenverengerung eintreten; Pupillenerweiterung dagegen bei mehr nach vorn zu ausgeführter Reizung. Derselbe citirt bezüglich der Pupillenänderungen auch Hensen und Völkers *Archiv f. Ophthalm.* XXIV. S. 1 bis 26.

[2] Bei einigen Thieren war selbst bei den schwächsten Reizen nur eine Beschleunigung des Athemrhythmus zu erzielen; jedenfalls also ist diese das Charakteristische des Reizeffectes.

[3] A. a. O. S. 217.

gangliöser Punkt einer von dem Christiani'schen „Inspirationscentrum" absteigenden motorischen Bahn sei.

In beide Thalami optici (Christiani bezeichnet die bilaterale Reizung als die wirksamste) wurde an der erwähnten Stelle je eine isolirte Nadel gesteckt und mit einem Schlitteninductorium verbunden. Der bei kurzdauernder Reizung erzielte Effect wurde aufgezeichnet. Darauf wurden zwei andere mit einem zweiten Schlitteninductorium verbundene Nadeln in das linke Athmungscentrum gesteckt, und auch der Reizeffect von dieser Stelle verzeichnet. Wurden nun die Thalami dauernd tetanisirt, und wurde während der Dauer des Reizes zeitweise mittelst des Vorreiberschlüssels auch das Athmungscentrum gereizt, so ergab sich als Effect dieser doppelten Reizung eine verstärkte Wirkung, eine Summation beider Reize.

Diese Wirkung konnte nur eintreten, wenn auch an der Stelle der zweiten Reizung zellige Elemente vorhanden waren, die selbständig inspiratorische Impulse aussenden konnten. Wäre dies nicht der Fall ge-

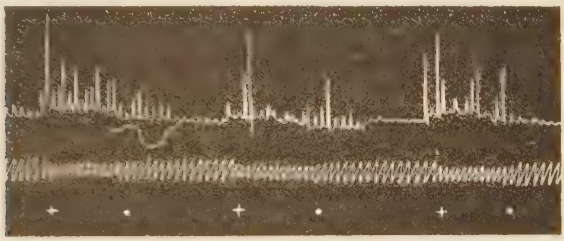

Fig. 7.

Nasen- und Thoraxathmung (Bauchlage). Von + bis . Reizung der Christiani'schen Bahnen (verhältnissmässig starker Reiz).

wesen, so hätte die doppelte Reizung keine rhythmische Verstärkung des einzelnen Reizeffectes, sondern (entsprechend dem Reizeffect von Nervenfasern) einen tetanischen Krampf der Inspiratoren zur Folge haben müssen.

Nun spricht aber die Thatsache, dass nach einer Zerstörung der Thalami optici oder nach einem Schnitt post corpora quadrigemina die Athmung im Wesentlichen den normalen Typus beibehält, entschieden gegen die Auffassung jener Stelle als eines Athmungscentrums, dessen Fortfall doch — selbst wenn man es nur als accessorisches gelten lassen wollte — in irgend einer Weise sich bemerkbar machen müsste. Auch die Erregbarkeit des Gad'schen Athmungscentrums bleibt bei schrittweise ausgeführter Exstirpation der Thalami unverändert erhalten.

Dass immerhin der Einfluss jener Stelle im normalen Organismus für die geregelte Athemthätigkeit von nicht unerheblicher Bedeutung sein muss,

geht aus dem Versuch hervor, den schon Christiani beschreibt, und dessen Resultat wir bestätigen können.

Doppelseitige Vagisection weist keinen Unterschied der Athmung bei normalen Thieren und bei solchen auf, denen das Grosshirn bis zu den Thalami optici exstirpirt ist. Sofort aber wird ein auffallender Unterschied sichtbar, wenn man den des Grosshirns beraubten Thieren auch noch die Thalami fortnimmt. Erfolgt nicht sofort der Tod, so kommt jene eigenthümliche Krampfathmung zu Stande, die auch von anderen Autoren beschrieben ist.[1] Auf lange Inspirationsstillstände folgen lange Stillstände in meist activer Exspiration, die (wie wir zuweilen beobachteten) von tetanischen Inspirationsstössen unterbrochen werden.

Wir müssen daher schliessen, dass eine directe Beziehung jener Stelle in den Thalami zum Athmungscentrum sicher vorhanden sein muss, und dass auf den Bahnen, die beide verbinden, gewisse Einwirkungen auf letzteres vermittelt werden, deren Ausfall nicht an sich, wohl aber zugleich mit der Aufhebung der Vaguserregung die Thätigkeit des Centrums in erheblicher Weise zu schädigen vermag.

Ueber den anatomischen Verlauf der Christiani'schen Bahnen, wie wir von jetzt ab die Verbindungsbahnen der Thalami optici und des Athmungscentrums nennen wollen, haben wir uns experimentell Aufschluss zu geben versucht.

Es ist einleuchtend, von welcher Bedeutung die Frage nach dem Verlauf dieser Bahnen für unsere ganze Anschauung ist. Sind wir berechtigt, den Zellencomplex in der Formatio reticularis wirklich als das alleinige Coordinationscentrum aufzufassen, so müssen wir auch nur in diesem die Einmündung der Bahnen voraussetzen.

Vom Standpunkt der Grossmann'schen Theorie dagegen, nach welcher keiner der drei Zellengruppen eine praevalirende Stellung zukommt, ist die Annahme allein wahrscheinlich, dass die Christiani'schen Bahnen, der anatomischen Lage der Kerne entsprechend, zunächst in Verbindung mit dem Facialiskern treten, um von diesem aus ihren Einfluss auf die Gesammtathmung zu äussern. Dieser letztere Effect käme unserer Anschauung nach erst durch Vermittlung des Athmungscentrums auf den schon bezeichneten Wegen zu Stande.

Zur Ermittelung dieser Beziehung verfuhren wir folgendermaassen. Nach ausgiebiger Freilegung des vierten Ventrikels und der Thalami optici wurde zunächst der Schwellenwerth des Reizes bestimmt, bei dem sich nach Einführung der Nadeln in den rechten Thalamus eine Beeinflussung der

[1] Vergl. Kronecker und Marckwald, Ueber die Auslösung der normalen Athembewegungen. *Archiv für Anatomie u. Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1880. S. 441.

Athmungscurven in dem angeführten Sinn deutlich zeigte (R.-A. etwa 27 cm). Dann wurde auf der linken Seite das Facialiscentrum von dem Athmungscentrum durch einen Schnitt getrennt. Hierbei kam, wie Wiederholungen und Modificationen des Versuches zeigten, sehr viel auf vollständige Durchtrennung der Medulla oblongata an, namentlich bis dicht an die Mittellinie heran, sodass man es in der Regel nicht bei einem einmaligen Durchführen des Messers bewenden lassen durfte. Die etwa eintretende Blutung liess sich immer leicht durch vorsichtig aufgelegte Wattetampons stillen.

Eine eigentliche Chockwirkung war nie zu bemerken. Um uns aber gegen jeden derartigen Einfluss zu sichern, wurde der unmittelbar nach dem Schnitt erhaltene Reizungseffect mit dem verglichen, den wir nach Verlauf einer Stunde oder mehrerer erhielten — das Ergebniss blieb immer dasselbe.

Es fand sich nämlich, dass nach dem Schnitt die Reizung von dem entgegengesetzten Thalamus opticus aus bei jenem Schwellenwerth des Reizes nicht die geringste Wirkung mehr auf Nasen- wie Thoraxathmung hatte. Auch bei Verstärkung des Reizes bis fast auf das Doppelte des Schwellenwerthes blieb jede Aenderung aus. Erst bei stärkeren Reizen (R.-A. etwa 14 bis 10 cm) trat wieder das ursprüngliche Phaenomen ein, zugleich aber nicht mehr in der reinen Form wie zu Anfang, sondern — wie es der Reizstärke entsprach — mit heftigen Allgemeinerscheinungen des Thieres, sodass man sicher auf Stromschleifen auch in sensible Gebiete schliessen konnte.

Um den Einwand auszuschliessen, durch den Schnitt zwischen Facialiskern und Athmungscentrum sei vielleicht der erstere verletzt worden, sodass bei Reizung des Thalamus hierdurch eine Wirkung auf die Nasenathmung vereitelt sei, wurde das Gebiet des Facialiskerns auf seine Functionsfähigkeit nach dem Versuch geprüft und vollständig intact gefunden. Auf Reizung desselben reagirte nur die Nasenathmung genau in der oben beschriebenen Weise.

Wurden nun die Nadeln in den anderen Thalamus, also auf die Seite des Schnittes gesteckt, so trat bei jenem Schwellenwerth des Reizes vollständig deutlich und praecis die Beschleunigung der Gesammtathmung wieder ein. Wie es schien, war diese Seite eher noch empfindlicher für die Reizung geworden.

Ohne uns auf histologische Details weiter einzulassen (die eine physiologische Untersuchung ohnehin schwerlich wird allein entscheiden können), lässt sich über den Faserverlauf der Christiani'schen Bahnen das wohl mit Sicherheit sagen, dass sie gekreuzt und zwar nahe der Medianlinie herabsteigen. Zugleich aber lehrt das Experiment, dass sie direct zu den centralen Zellen der Formatio reticularis ziehen, und dass von

diesen erst die Nasenathmung beeinflusst wird. Hierin liegt unserer Ansicht nach ein entscheidender Beweis für die secundäre Bedeutung des Facialiskerns in Hinsicht auf die Erregung der allgemeinen Athemthätigkeit, und wir reihen somit diese Thatsache den oben erwähnten und in gleichem Sinn zu deutenden hier an.

Was die Natur der Christiani'schen Bahnen anbetrifft, so sind sie wohl — entsprechend ihrem Ursprungsort — als sensorielle Leitungsbahnen aufzufassen. Dass durch Vermittelung der höheren Sinne eine Beeinflussung der Athmung erfolgen kann, wird durch die Versuche Christiani's ausser Zweifel gestellt, der sowohl durch directe Reizung des Opticus und des Acusticus, als auch durch Licht- bezw. Schalleinwirkungen die Athmung zu beschleunigen vermochte. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die in diesen Fällen auftretende Aenderung des Athemrhythmus durch Fortleitung der Erregung auf den sensoriellen Bahnen nur von den specifischen Zellen des Athmungscentrums in der Formatio reticularis aus bewirkt wird.

Das Martin-Booker'sche inspiratorische „Centrum" haben wir nicht in gleicher Weise geprüft; aber wir dürfen wohl auch dieses als Reizungspunkt einer zum Athmungscentrum ziehenden Bahn — vielleicht sogar derselben — ansprechen.

Den inspiratorisch wirkenden Centren glaubte man nun exspiratorisch wirkende gegenüber stellen zu sollen. Unsere Auffassung beider Erregungsformen als Functionen eines Centrums, wenn auch verschiedener und verschiedenartiger Zellen und je unter besonderen Bedingungen, ist oben begründet worden.

Vergegenwärtigt man sich die Ergebnisse der mannigfachen Versuche, die von verschiedenen Seiten und auch von uns gemacht sind, durch Reizung irgend welcher centripetalen Bahnen eine Beeinflussung der Athmung in exspiratorischem Sinn zu erhalten, so leuchtet es ein, dass es widersinnig wäre, an allen den Stellen ein „Exspirationscentrum" anzunehmen, von denen aus man eine mehr oder minder ausgesprochene Hemmung des Athemrhythmus erzielen kann. Es geht unserer Ansicht nur das aus diesen Beobachtungen hervor, dass verschiedene Stellen im Centralnervensystem und zwar vornehmlich die stark sensiblen Bahnen bei einer Reizung diesen Effect auf die Athmung auszuüben vermögen.

Die Thatsache, dass nach Christiani[1] „sich ein in exspiratorischem Sinne wirksames Centrum in der Substanz der vorderen Vierhügel, dicht unter und neben dem Aquaeductus Sylvii nachweisen" lässt, dessen „Rei-

[1] A. a. O. S. 217.

zung das Auftreten exploviser, activer Exspirationstösse oder Stillstand in gewöhnlicher oder activer Exspiration" bewirkt, können wir, was den Reizerfolg als solchen anbetrifft, bestätigen. Auch die Nasenathmung nimmt in sehr ausgesprochener Weise daran Theil; die Curve geht steil in die Höhe und bleibt während der Dauer des Reizes annähernd auf gleichem Niveau, um dann nach Aufhören des Reizes langsam und unter den Zeichen des wieder beginnenden Rhythmus herabzusinken.

Aber ganz dieselbe Wirkung auf Nase und Thorax erhält man auch bei Reizung der Trigeminuskerne, eine ähnliche, wenn auch vielleicht nicht ganz so intensive, bei Reizung des Trigeminus, der spinalen Bahnen des Plexus brachialis, des Plexus selbst, des Ischiadicus u. a. m., also stark sensibler Bahnen, die alle den gleichen Reizungseffect in dem Sinne darbieten, dass sie exspiratorisch hemmend auf den Athemrhythmus einwirken.

Uns scheint demnach (zumal wir eines gesonderten Exspirationscentrums gar nicht bedürfen) das Christiani'sche „Exspirationscentrum" nur eine, nicht einmal besonders bevorzugte, Stelle auf einer solchen Bahn zu sein. Allerdings vermögen wir sie vorläufig nicht in ein anatomisch definirbares System einzuordnen — was aber eher gegen die Auffassung derselben als eines „Centrums" ins Gewicht fallen würde.[1] Zugleich aber ist für uns das willkürliche Bezeichnen dieser und der früher erwähnten Stellen als Centren ein neuer Beweis für die Wichtigkeit des scharf zu fassenden Begriffes eines coordinirenden centralen Apparates. Und man kann sich deshalb eher wundern, dass nicht mehr derartige Centren entdeckt worden sind, als es thatsächlich geschehen ist.[2]

Anhangsweise sei hier noch auf eine Eigenthümlichkeit des Reizungseffectes vom Lobus olfactorius[3] aus hingewiesen, der ebenfalls von dem erwähnten Gesichtspunkt aus experimentell der Prüfung unterzogen wurde.

Die beiden Lobi olfactorii, die beim Kaninchen von ansehnlicher Grösse und nach Oeffnung des Schädeldaches der Reizung leicht zugänglich sind, zeigten — entgegen den bisher beschriebenen Reizwirkungen sensibler oder sensorieller Bahnen — auf Reizung ihrer Rinde mittelst gewöhnlicher Elektroden oder mittelst der in sie gesteckten isolirten Nadeln bei

[1] Nach Abschluss unserer Untersuchungen haben wir auch bei Girard (a. a. O. S. 112) eine ähnliche Ansicht bezüglich der Auffassung der Christiani'schen und Martin-Booker'schen „Centren" gefunden. Auch er glaubt auf Grund von Analogieen, dass man es hier nur mit „sensiblen oder sensoriellen Fasern" zu thun habe.

[2] Christiani selbst citirt in dem Vortrag „Ueber Athmungsnerven und Athmungscentren" (*Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1880. S. 296) ausser Martin und Booker noch Danilewsky, Ferrier, Lauder Brunton und Balogh, „welche gleichfalls athmungsbeeinflussende Reizungen an Gehirntheilen vorgenommen haben".

[3] Nach Marckwald wirkt der N. olfactorius exspiratorisch.

schwachen Strömen nur eine Beeinflussung der Nasenathmung allein. Sie entspricht genau der Einwirkung scharf riechender Substanzen, wie z. B. concentrirter Essigsäure, auf das Geruchsorgan.

Die Nase nähert sich der Schlussstellung, und nach Aufhören des Reizes zeigt sich meist eine vorübergehende starke Oeffnungsanstrengung. (Fig. 8). Erst bei stärkeren Reizen weist auch die Thoraxathmung eine entschiedene Hemmung des Rhythmus auf, wenn diese auch im Allgemeinen nicht die Intensität der oben erwähnten erreicht. Es mag noch ausdrücklich betont werden, dass bei den Reizungsversuchen mit Essigsäure die Flüssigkeit nicht direct mit der Schleimhaut der Nase in Berührung kam, sondern nur durch vorgehaltene, mit ihr getränkte Wattestückchen auf das

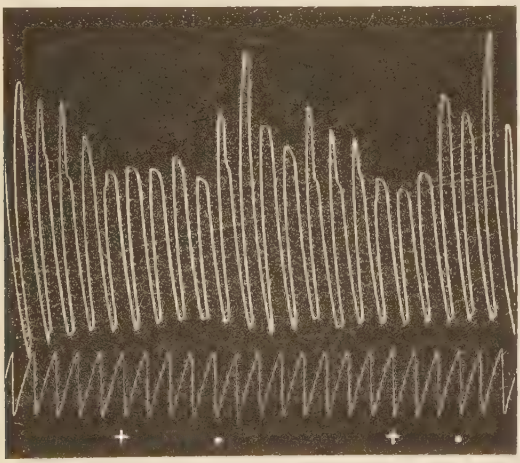

Fig. 8.

Nasen- und Thoraxathmung. Von + bis · Reizung der Lobi olfact. (schwacher Reiz).

Geruchsorgan wirken konnte. Hierdurch suchten wir uns gegen eine Afficirung des Trigeminus zu schützen, dessen Reizeffect sich denn auch wesentlich von dem beschriebenen unterscheidet, indem bei jenem die Hemmung ungleich intensiver auftritt, stets Nasen- und Thoraxathmung zugleich betrifft und — bei nichtnarkotisirten Thieren — von Allgemeinerscheinungen begleitet ist.

Die immerhin bemerkenswerthe Thatsache, dass man vom Lobus olfactorius aus bei angemessener Stromstärke nur die Nasenathmung zu ändern im Stande ist, mag seine Erklärung vielleicht darin finden, dass gerade beim Kaninchen wohl die Nasenathmung zum Geruchsorgan in einem besonders intimen functionellen Zusammenhang stehen wird. Was übrigens

die genauere Localisation der Reizungspunkte betrifft, so scheint der vordere Theil der Lobi erheblich empfindlicher für die Reizung zu sein.

Auf Grund dieser Versuche halten wir uns nun für berechtigt, anzunehmen, dass alle jene höher gelegenen Stellen, die man bisher als specifische Athmungscentren in Folge ihres Reizungseffectes auffassen zu müssen glaubte, nichts weiter darstellen, als der Reizung besonders zugängliche Punkte gewisser zum Athmungscentrum ziehenden Bahnen, die ihrer functionellen Bedeutung nach den Bahnen des Vagus, Trigeminus und der höheren Sinne sich anreihen. Auch auf ihnen fliessen zu den specifischen athmungserregenden Zellen der Medulla oblongata fortdauernd im normalen Organismus Erregungswellen, die, ohne selbst direct die Athmungsthätigkeit im Sinne eines Centrums zu beeinflussen, dadurch, dass sie den Stoffwechsel und die Rhythmik im Centralnervensystem rege erhalten, jene Zellen in einen Zustand leichterer Erregbarkeit für den Blutreiz und erhöhterer Functionsfähigkeit versetzen.[1]

Da aber die Reizungseffecte nicht gleichartig, sondern inspiratorisch wie exspiratorisch, je nach der Beschaffenheit der zuleitenden Bahnen sind, so muss man annehmen, dass diese theils mit den inspiratorischen, theils mit den exspiratorischen Zellen des Centrums in Verbindung stehen. Inwiefern allerdings hemmende Impulse anregend auf das Centrum einwirken können, ist ohne Weiteres nicht einzusehen, man müsste denn etwa an eine regulatorische Wirkung der qualitativ verschiedenen Bewegungsimpulse denken. Wir halten jedoch diese scheinbar reinen Hemmungsbahnen für Zuleitungswege auch erregend wirkender peripherischer Einflüsse, indem wahrscheinlich diejenigen Bahnen, die bei elektrischer Reizung (also bei einem Insult der Nervenelemente, wie er im normalen Organismus nicht vorkommen wird) den Athemrhythmus hemmen, wie z. B. die Trigeminusbahnen, auch inspiratorisch wirkende Fasern mit sich führen. Bei dem

[1] Gestützt auf die Thatsache, dass „die Bemühungen und Experimente, den unmittelbaren Angriffspunkt des Athemreizes central nachzuweisen, noch zu keinem einwandfreien Resultat geführt" haben, glaubt sogar H. E. Hering (Ueber die nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln auftretende Bewegungslosigkeit des Rückenmarkfrosches. *Archiv für die gesammte Physiologie.* Bd. LIV. 1893. S. 617) „viele Erfahrungen über den Athemmechanismus derart deuten" zu können, „dass durch veränderte Stoffwechselbedingungen die Erregbarkeit der centralen Endorgane geändert wird, die Bewegungen aber durch die centripetal zufliessenden Erregungen ausgelöst werden". Die grosse Bedeutung der letzteren sieht er auch durch seine Versuche bestätigt, „dass beim Frosche eine einzige unversehrte, die bezügliche Extremität mitversorgende hintere Wurzel nach Ausschaltung aller anderen 19 Wurzeln genügt, um vermittels des, von den übrigen Centralorganen getrennten Rückenmarkes selbstständige Bewegungen der betreffenden Extremität auftreten zu lassen".

Experiment würde deren Erregungsantheil neben dem überwiegenden der exspiratorisch wirkenden Fasern völlig verschwinden.

Gewiss bleiben auch so noch manche Erscheinungen vorläufig unerklärt, vor Allem die functionelle Ungleichartigkeit der auf den verschiedenen Bahnen zugeleiteten Impulse. Wir weisen hier auf die interessanten Versuche Loewy's[1] hin, der nach doppelseitiger, intracranieller Durchschneidung des Trigeminus und doppelseitiger Vagisection keinen anderen Einfluss auf die Athmung bemerken konnte, als wie ihn die Vagisection allein hervorzurufen pflegt, während doch unter gleichen Umständen die Zerstörung der Christiani'schen Bahnen den Athemtypus in der charakteristischen Weise zu ändern vermag. Es ist also sicherlich ein Unterschied der zum Athmungscentrum ziehenden Bahnen in ihrer Bedeutung für die Thätigkeit desselben vorhanden; worauf er beruht, wissen wir nicht. Vielleicht ist er in dem Grad der Anregungsfähigkeit der verschiedenen Elemente allein begründet, die ja auch aller Wahrscheinlichkeit nach z. B. den Christiani-schen Bahnen in höherem Masse zuzusprechen wäre, als den Bahnen des Trigeminus.

Trotzdem halten wir die entwickelte Anschauung immerhin für einen Fortschritt in der Lösung der Eingangs angedeuteten Frage, indem sie gestattet, einen einheitlichen Standpunkt den mannigfachen, und, wie es bei Annahme mehrerer Centren schien, einander widersprechenden Erscheinungen gegenüber zu gewinnen. Uebrigens soll nicht unerwähnt bleiben, dass schon Christiani[2] eine Anregung des „allgemeinen Athmungscentrums" auf „centripetalen Wegen" angenommen hat. Nur müssen wir eben den „Complex von Ganglienkugeln", die dasselbe seiner Ansicht nach darstellen, auch als einen Reizungspunkt solcher Wege auffassen. Seine Charakterisirung der sensiblen wie sensoriellen Bahnen lassen wir vollkommen gelten.

Bei der ausschlaggebenden Bedeutung der Vagusbahnen in jenem wiederholt berührten Versuch, das Centrum von diesen und den Christiani'schen Bahnen zu isoliren, erscheint eine Betrachtung ihres Verhältnisses zum Athmungscentrum und einiger interessanten Beziehungen zu jenen Bahnen hier angezeigt.

Nach Rosenthal[3] sollte der Vagusstamm am Halse nur inspiratorische Fasern enthalten. Diese Ansicht wurde zuerst von Langendorff

---

[1] Loewy, Kurze Mittheilung zur Kenntniss des Einflusses der „oberen Bahnen" auf die Athmung. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1893.

[2] A. a. O. S. 222.

[3] J. Rosenthal, Die Athembewegungen und ihre Beziehungen zum Nervus vagus. Berlin 1862. — Ueber den Einfluss des Vagus auf die Athembewegungen. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1862.

widerlegt, der durch chemische und mechanische Reizungen exspiratorische Fasern im Vagusstamm nachweisen konnte, Versuche, die von Gad vollkommen bestätigt wurden und zugleich auch zeigten, dass gerade die Wirkung dieser Fasern mittelst der hier angewandten Methoden am sichersten zu constatiren war. Aber erst durch die darauf von Gad eingeführte Methode der „reizlosen Unterbrechung der Erregungsleitung in den Nervis vagis“[1] war man in der Lage, beurtheilen zu können, welche Art von Erregung die Bahn bei dem physiologischen Vorgange wirklich leitet. Es konnte hier bestimmt der Nachweis geführt werden, dass die Ausfallserscheinungen rein inspiratorischer Natur waren, somit wenigstens die normaler Weise zur Wirkung gelangenden Fasern vorzugsweise jedenfalls die exspiratorischen sein mussten.

Immerhin war die Existenz der inspiratorischen Fasern nicht zu leugnen, und es wurde denn auch in der Theorie von Hering und Breuer ihrer Bedeutung für den Athemmechanismus durch die Annahme Rechnung getragen, dass sie — in ähnlicher Weise, wie die exspiratorischen, durch Lungendehnung erregt, die Inspiration unterbrechen — in Folge des Zusammenfallens der Lunge erregt würden und so die Exspiration unterbrächen. Diese ihre Bedeutung würde doch aber nur bei activer Exspiration in Frage kommen.

Da sie nun mit den inspiratorisch wirkenden Zellen des Athmungscentrums functionell verbunden sein müssen, so war die Annahme wohl berechtigt, dass zunächst unter gewissen für ihre reflectorische Einwirkung auf die centralen Zellen besonders günstigen Bedingungen auch eine elektrische Reizung des Vagus mehr Aussicht auf einen constanten inspiratorischen Erfolg haben werde, als dies bekanntlich unter gewöhnlichen Umständen der Fall ist.

Diese Bedingungen schienen erfüllt, wenn man jene Zellen künstlich in einen erhöhten Grad der Functionsfähigkeit versetzte. Der Gedanke, dies durch Erhitzen der Carotiden zu thun, rührt von Fick her. Aber erst durch die Untersuchungen von Gad und Mertschinsky[2] ist die Methode derart vervollkommnet worden, dass die früher mit Recht erhobenen Einwände ihr gegenüber nicht mehr stichhaltig sein konnten.

Die Methode, wie auch wir sie bei unseren Versuchen anwandten, bestand darin, dass die möglichst frei herauspraeparirten Carotiden in doppel-

---

[1] J. Gad, Die Regulirung der normalen Athmung. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1880. S. 9.

[2] P. v. Mertschinsky, Beitrag zur Wärme-Dyspnoe. *Verhandlungen d. Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg.* N. F. XVI. Es erscheint übrigens zweckmässiger, die bei Erwärmung der Carotiden auftretende Athemänderung mit dem von Gad später vorgeschlagenen Ausdruck der Tachypnoe zu bezeichnen, da sie mit eigentlicher „Dyspnoe“ nichts zu thun hat.

wandige Messinghülsen eingeschlossen wurden, an deren oberen Seite sich eine mit einem höher aufgehängten Gefäss durch Schläuche verbundene Röhre befand, sodass von oben bis auf 100° erhitztes Wasser in den Mantelraum einströmen und das Blut der Carotiden durch die Messingwand im Vorbeifliessen erwärmen konnte. Zwei andere Schläuche, mit dem unteren Ende der Röhre verbunden, dienten dem Abfluss des Wassers. Die Hülsen ruhten auf genügend dicken Filzstücken, die jeden erheblicheren Wärmereiz auf die Halswunde verhindern sollten und, wie ein untergeschobenes Thermometer zeigte, bei unseren Versuchen in der That bewirkten, dass die Temperatur in der Wunde sich nur um 1° erhöhte, mithin keinen Einfluss auf die zu beobachtende eclatante Beeinflussung der Athmung haben konnte.

Diese zeigte sich darin, dass bei gleichbleibender Mittellage die Athemphasen sehr viel schneller auf einander folgten und sich nach oben wie unten zu stark verkürzten.[1] Hinsichtlich der Form der Nasencurve, die übrigens gleichfalls keine sensible Reizerscheinung aufwies, ist das allmähliche Abflachen der Curvengipfel bei dem beschleunigten Rhythmus der Phasen als Ausdruck der starken Erweiterung der Nasenlöcher und der dementsprechenden Verringerung der Schluss- und Oeffnungsbewegungen der Nase zu erwähnen.

Wurde gleichzeitig während der Dauer der Tachypnoe Rohrdyspnoe erzeugt, so erfolgte sofort das charakteristische Hinabrücken der Mittellage bei der Thoraxathmung, und es zeigte jetzt auch die Curve der Nasenathmung heftige Ausschläge (Oeffnungsanstrengung der Nase), die erst langsam wieder nach Aufhören der Rohrdyspnoe schwanden. Durch Zuleitung von kaltem Wasser trat an Thorax- wie an Nasenathmung wieder der normale Typus auf, und zwar schneller, als wie zu Beginn die Aenderung zu constatiren war.

Nach Vagisection blieb die Erscheinung dieselbe, wie vor derselben, nur schien sich der Eintritt der Beschleunigung nach der Erwärmung etwas zu verzögern.

Die Voraussetzung eines constanten inspiratorischen Effectes bei elektrischer Vagusreizung während der Tachypnoe hat sich nun nicht in dem erwarteten Umfang bestätigt.

Es unterliegt freilich keinem Zweifel, dass die reflectorische Erregbarkeit der inspiratorisch wirkenden Zellen des Athmungscentrums durch die Erwärmung sich erheblich steigern lässt.

[1] Das Gegenstück zu diesem Versuch ist von Fredericq (Expériences sur l'innervation respiratoire. *Archiv für Anatomie und Physiologie.* Physiol. Abthlg. 1883. Suppl.) durch directe Abkühlung der Medulla oblongata ausgeführt worden. Die Athmung wird dabei verlangsamt bezw. aufgehoben.

Der bei normaler Athmung auf Vagusreizung etwa eintretende inspiratorische Effect erfolgte im Allgemeinen während der Tachypnoe ungleich intensiver bei demselben Versuchsthier und bei gleichen Reizstärken.[1]

Die Thatsache aber, dass auch während der Tachypnoe exspiratorische Effecte überhaupt, wenn auch, wie es schien, seltener und speciell bei unseren Versuchen nur bei schwachen Reizungen eintreten konnten, giebt auch dieser Methode nicht die Bedeutung, die sie uns anfangs in dem Streit hinsichtlich der elektrischen Erregbarkeit des Vagus zu haben schien. Die Functionssteigerung der inspiratorischen Zellen erfolgt eben nicht in dem Maasse, dass bei elektrischer Reizung ein ausschliessliches Ueberwiegen der Erregbarkeit der inspiratorischen Vagusfasern bedingt wird.

In allen Fällen war aber während oder unmittelbar nach der Reizung eine erhebliche Beschleunigung der schon an sich sehr frequenten Athmung zu bemerken (Fig. 9).

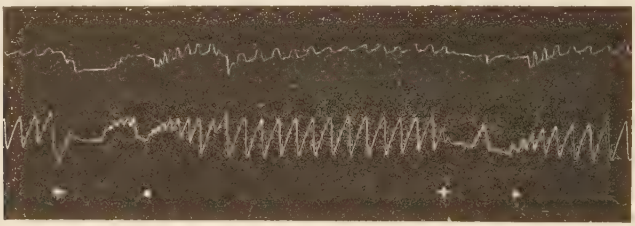

Fig. 9.

Nasen- und Thoraxathmung. Von + bis · Reizung des centrip. Vagusstumpfes während Tachypnoe (R.-A. 17 cm).

Die ganze Erscheinung der Tachypnoe und die noch steigerungsfähige Beschleunigung des Athemrhythmus auf Vagusreizung hat eine grosse Aehnlichkeit mit dem oben beschriebenen Reizungseffect der Christiani'schen Bahnen, zumal bei erheblicheren Reizstärken.

Die Erwärmung scheint hier eine gleiche Wirkung auf das Centrum auszuüben, wie in jenem Fall die directe Reizung der Bahnen; die Vagusreizung aber während der Tachypnoe entspräche dann der combinirten Reizung der Thalami optici und des Athmungscentrums zugleich.

---

[1] Einige Male konnten wir sogar constatiren, dass, obwohl die Reizung des einen Vagus während normaler Athmung exspiratorisch wirkte, die bei annähernd gleicher Reizstärke ausgeführte Reizung des anderen Vagus während der Tachypnoe einen entschieden inspiratorischen Einfluss zeigte. Diese Erscheinung wäre in der That auffallend. Denn wenn auch Meltzer (a. a. O. S. 364) auf die verschiedene Wirkung der beiden Vagi bei demselben Thiere ausdrücklich aufmerksam macht, so hebt er doch hervor, dass er niemals „einen sehr bedeutenden Unterschied zwischen beiden Nerven" gesehen habe.

Im normalen Organismus freilich wird ein Zustand, wie ihn die Erwärmung darstellt, nicht vorkommen, nur annähernd etwa bei heftigem Fieber. Ebenso wenig werden unter gewöhnlichen Verhältnissen auf den Christiani'schen Bahnen so starke Erregungswellen zum Centrum fliessen, wie wir sie durch directen elektrischen Reiz erzeugen können. Ein annähernd ähnlicher Effect auf die Athmung würde aber, wie bereits erwähnt, durch grelle Lichteinwirkung bedingt werden. Fieberhitze und abnormer Lichteindruck stellen somit die Momente dar, welche die Impulswellen auf beiden Bahnen auch im freien Organismus in ihrer Intensität beträchtlich zu steigern vermögen.

Hierdurch wird auch indirect die Gad'sche Ansicht bestätigt, dass unter normalen Umständen die Wirkung der inspiratorischen Fasern des Vagus neben der der exspiratorischen völlig verschwindet.

Noch auf einen weiteren Punkt der Uebereinstimmung zwischen den erwähnten Bahnen sei kurz hingewiesen.

Schon Gad und Marinescu hatten gezeigt, dass es gelingt, die Athmung, wenn sie nach Vagisection aus diesem oder einem anderen Grunde stockt, durch unmittelbar folgende elektrische Reizung im bulbären Centrum wieder anzufachen. Es geht daraus hervor, dass die durch die Unterbrechung der Leitungsbahnen, hier der Vagi, fortgefallenen Erregungsimpulse, unter deren Einfluss allein die Nervenzellen des Centrums ihre besondere Empfindlichkeit für den Blutreiz bewahren, sich eine Zeit lang künstlich ersetzen lassen können.

Nun genügt häufig schon das blosse Einstechen der Nadeln in den einen Thalamus opticus nach Vagisection und länger fortgesetzter Reizung des anderen, um sofort die Athmung in der charakteristischen Weise zu verändern; jedenfalls bringt diesen Effect die Zerstörung der Thalami hervor. Aber auch dann noch lässt sich, selbst wenn schon der definitive Athemstillstand eingetreten ist, durch elektrische Reizung von den Thalami aus eine tiefe Inspiration, auf die eine active Exspiration folgt, auslösen; zuweilen sieht man nach länger fortgesetzten Reizungen auch ohne erneuten Reiz spontane Athembewegungen eintreten.

Durch die Versuche von Kronecker und Marckwald[1] wissen wir, dass, wenn nach einer Durchtrennung der Medulla oblongata in der Höhe der Striae medullares und nach Vagisection die Athmung jenen Typus der Krampfathmung aufweist, und nun die beiden centralen Vagusstümpfe gleichzeitig mit starken Inductionsschlägen gereizt werden, auch dann noch vorzugsweise inspiratorische Athembewegungen selbst in den langen Athempausen sich erzielen lassen.

[1] A. a. O.

Es können demnach auch die Erregungswellen dieser Bahnen eine Zeit lang künstlich erzeugt werden, deren beiderseitiger Ausfall unbedingt die Athmung augenblicklich hemmt oder sie ganz erheblich schädigt.

Bei der Mannigfaltigkeit der bisher erwähnten Erregungsformen der thoracalen Athmung dürfte sich der Uebersichtlichkeit wegen vielleicht eine Darstellungsweise empfehlen, die erlaubt, die charakteristischen Unterschiede und die Beziehungen der einzelnen Formen knapp zum Ausdruck zu bringen.

Nennen wir nämlich den Abstand zwischen einer der Mittellage der Athemvolumcurve entsprechenden Linie (Mittellinie) und einer der Cadaverstellung des Thorax entsprechenden Linie (die also noch über der exspiratorischen Erhebung der Curve liegen würde), mit D, den Abstand der höchsten exspiratorischen Erhebung von der Mittellinie mit d_e, den Abstand der tiefsten inspiratorischen Senkung von der Mittellinie mit d_i, und die Frequenz, also die Zahl der Athemzüge in der Zeiteinheit, mit a; bezeichnen wir ferner die entsprechenden Grössen einer mit der normalen Curve zu vergleichenden Curve mit D', d'_e, d'_i und a', so können wir zunächst zwei Hauptgruppen von Athmungsformen unterscheiden, je nachdem $D = D'$ oder $D < D'$ ist.

In die erste Gruppe entfallen vor Allem die Aenderungen der Athmung, welche durch elektrische Reizung oder durch Erwärmung des Athmungscentrums, durch Reizung der sensiblen und sensoriellen Bahnen hervorgerufen werden. Bei allen ist $D' = D$, d'_e und a' grösser oder kleiner als d_e und a, je nach dem Ort und der Stärke des Reizes. Im Allgemeinen wird $d'_e = d'_i$ sein; bei exspiratorischer Hemmung des Athemrhythmus $d'_i = 0$, bei inspiratorischer $d'_e = 0$ werden.

Zu der zweiten Gruppe sind die Aenderungen der Athmung zu zählen, die bei Lufthungerdyspnoe oder elektrischer Reizung des peripheren Phrenicusstumpfes bezw. der Bahnen des Phrenicus im Halsmark entstehen. Hier ist $D' > D$, d'_e und $a' = d_e$ und a bei Phrenicusreizung, d'_e und $a' > d_e$ und a bei Dyspnoe.

Ein weiteres Eindringen in das Wesen der Erregungsformen gestattet natürlich diese Formulirung nicht; sie kann aber vielleicht von Nutzen für eine leichtere Verständigung sein.

Zum Schluss spreche ich Hrn. Professor Gad für die Leitung der Untersuchungen und die stets bereitwillige Unterstützung in experimentellen wie theoretischen Fragen meinen wärmsten Dank aus.

Thesen.

I. Die Annahme eines einheitlichen Coordinationscentrums ist für eine befriedigende Erklärung des normalen Athemmechanismus nothwendig.

II. Nur die Erregung des Gad'schen Athmungscentrums in der Medulla oblongata hat eine intensivere Thätigkeit der Gesammtathmung zur Folge.

III. Die Aenderungen der Athemthätigkeit, die bisher experimentell von allen oberhalb der Medulla oblongata gelegenen Stellen des Centralnervensystems erzielt worden sind, beruhen nicht auf einer Erregung specifischer „Centren", sondern sind als Reizungseffecte sensibler oder sensorieller, zum Athmungscentrum ziehender Bahnen anzusehen.

Lebenslauf.

Richard Arnheim, Sohn des Realschuldirector Dr. Arnheim, evang. Conf., wurde am 18. Februar 1869 zu Seesen a./H. geboren. Den ersten Unterricht empfing er auf der dortigen Jacobson-Schule, besuchte dann das Gymnasium zu Braunschweig und das Wilhelms-Gymnasium zu Berlin, das er Ostern 1889 mit dem Zeugniss der Reife verliess, um Philosophie zu studiren. Nach halbjährigem Aufenthalt in Freiburg i./B. wurde er Michaelis 1889 in Berlin in der medicinischen Facultät inscribirt. Am 22. Juli 1891 bestand er die ärztliche Vorprüfung, am 30. November 1893 das Tentamen medicum, am 12. December 1893 das Examen rigorosum.

Während seiner Studienzeit besuchte er die Vorlesungen, Kliniken und Curse folgender Herren:

In Freiburg: Münsterberg, Paul, Riehl, Rosin, Steinmann.

In Berlin: v. Bardeleben, v. Bergmann, Du Bois-Reymond, Engler, Fasbender, Gad, Gerhardt, Güterbock, Gusserow, Hartmann, Hertwig, Horstmann, Jolly, Klemperer, Kossel, Kundt, Landolt, Leyden, Liebreich, Olshausen, Rubner, Schulze, Schweigger, Sonnenburg, R. Virchow, H. Virchow, Waldeyer, Zuelzer.

Allen diesen Herren, seinen hochverehrten Lehrern, spricht der Verfasser seinen ehrerbietigsten Dank aus.